ORSAY
N° 2154

T H E S E

présentée

à l'UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

pour obtenir le titre de Docteur 3e Cycle

SPECIALITE : ECOLOGIE VEGETALE

par

Nestor AHO

Contribution à l'étude expérimentale de l'évolution de la réserve facilement utilisable d'eau du sol en relation avec différents facteurs écologiques.

Soutenue le 13 OCT 1976 devant la Commission d'examen

MM. LEMEE ..... Président
VERNET ..... Examinateur
DAUDET ..... Examinateur
Mme VARTANIAN ..... Examinateur

T H E S E

présentée

à l'UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

pour obtenir le titre de Docteur 3e Cycle

SPECIALITE : ECOLOGIE VEGETALE

par

Nestor AHO

Contribution à l'étude expérimentale de l'évolution de la réserve facilement utilisable d'eau du sol en relation avec différents facteurs écologiques.

Soutenue le 13 OCT. 1976 devant la Commission d'examen

MM. LEMEE ..... Président

VERNET ..... Examinateur

DAUDET ..... Examinateur

Mme VARTANIAN ..... Examinateur

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été réalisé conjointement au Laboratoire d'Ecologie Végétale de l'Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, au Laboratoire de Bioclimatologie et d'Ecologie de l'Institut National Agronomique (Paris) et au Phytotron du CNRS à Gif-sur-Yvette.

Je ne saurais jamais assez exprimer mes sentiments de reconnaissance à la Direction et au Personnel de ces différents Laboratoires.

Je remercie particulièrement M. le Professeur LEMEE qui a bien voulu m'accepter dans son enseignement de DEA, et dont la bienveillance et les conseils m'ont beaucoup aidé tout le long de ce travail.

M. le Professeur VERNET a suivi de très près mes activités de recherche depuis l'Institut National Agronomique de Tunisie. Il est à l'origine de la conception et des diverses orientations de cette thèse. Et, malgré ses obligations ailleurs, il a su mettre constamment à ma disposition son expérience des laboratoires et du terrain. Je le prie d'accepter l'expression de ma profonde gratitude.

Ce travail a bénéficié de la conduite et de la rigueur expérimentale et analytique de Mme VARTANIAN qui n'a ménagé ni son temps, ni sa santé dans les phases critiques des manipulations et de la rédaction : je lui adresse toute ma reconnaissance.

Que M. DAUDET trouve ici l'expression de mes remerciements, je lui dois, outre l'initiation à des techniques de laboratoire, une conception intégrée des recherches sur l'eau dans le sol.

Je remercie également Mme MOUSSEAU, MM. CORNIC, PRADINES et VALANCOGNE qui m'ont aidé à résoudre de nombreux problèmes techniques.

Je dois à Marie-Claire PELE la réalisation matérielle de ce document : qu'elle en soit vivement remerciée.

Enfin je tiens à avouer combien j'ai été sensible à l'aide amicale et l'extrême gentillesse qu'ont témoigné à mon égard tous mes amis des Laboratoires d'Ecologie, de Bioclimatologie et du Phytotron.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548104_0018

Table des Matières

INTRODUCTION 1

1 - Notion de Réserve Utile et de Réserve Facilement Utilisable.. 2

2 - Facteurs en jeu dans la disponibilité en eau du sol..... 4

a) Demande évaporative..... 6

b) Facteurs édaphiques déterminant la disponibilité de l'eau pour la plante 7

c) Aptitudes de la plante à utiliser l'eau du sol 8

3 - Conclusion et but du travail 10

MATERIEL ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES 11

I - Matériel végétal 11

II - Sols 11

III - Conditions expérimentales 12

IV - Méthode de culture 12

V - Conduite des expériences et paramètres mesurés 13

A - Mesure de la transpiration 13

1) Méthode gravimétrique 13

2) Méthode gazométrique 14

3) Mode de calcul de la transpiration 14

B - Mesure de la photosynthèse 16

C - Mesure des paramètres hydriques de la plante et du sol 17

1) Teneur relative en eau de la feuille 17

2) Humidité pondérale du sol 17

3) Potentiel hydrique dans la feuille et dans le sol 18

Table des Matières

INTRODUCTION..... 1

1 - Notion de Réserve Utile et de Réserve Facilement Utilisable.. 2

2 - Facteurs en jeu dans la disponibilité en eau du sol..... 4

a) Demande évaporative..... 6

b) Facteurs édaphiques déterminant la disponibilité de l'eau pour la plante 7

c) Aptitudes de la plante à utiliser l'eau du sol 8

3 - Conclusion et but du travail 10

MATERIEL ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES 11

I - Matériel végétal 11

II - Sols 11

III - Conditions expérimentales 12

IV - Méthode de culture 12

V - Conduite des expériences et paramètres mesurés 13

A - Mesure de la transpiration 13

1) Méthode gravimétrique 13

2) Méthode gazométrique 14

3) Mode de calcul de la transpiration 14

B - Mesure de la photosynthèse 16

C - Mesure des paramètres hydriques de la plante et du sol 17

1) Teneur relative en eau de la feuille 17

2) Humidité pondérale du sol 17

3) Potentiel hydrique dans la feuille et dans le sol 18

VI - Détermination des caractéristiques édaphologiques et hydriques du sol 18

A - Analyse granulométrique 18

B - Porosité totale et densité apparente 18

C - Humidité équivalente à la capacité au champ 19

D - Etablissement de la courbe pF-Humidité du sol 19

E - Point de flétrissement permanent 20

F - Evaluation de l'humidité utile 20

VII - Autres techniques expérimentales 20

A - Mesure de surface foliaire 20

B - Mesure de longueur radiculaire 21

RESULTATS 22

I - Morphologie comparée des plantes en relation avec le sol, la demande évaporative et le stade de développement 22

A - Surface foliaire 22

B - Poids sec et longueur de racines 23

C - Rapport surface foliaire/Poids sec de racines 23

II - Effets de différents facteurs externes et internes sur l'épuisement de la réserve en eau facilement utilisable du sol 25

A - Evolution de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement 25

1) Influence du sol 25

2) Influence de la demande évaporative 26

3) Influence du stade phénologique de la plante. 28

4) Conclusion 29

B - Variations journalières de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement 30

III - Evolution du potentiel hydrique dans la plante et dans le sol au cours de l'épuisement de la réserve en eau facilement utilisable du sol 33

A - Evolution du potentiel hydrique dans les feuilles et dans le sol au cours d'un cycle de dessèchement. 33

B - Evolution du potentiel hydrique dans une colonne de limon de grande profondeur en relation avec la transpiration 34

IV - Relation entre Réserve Facilement Utilisable et photosynthèse nette 37

A - Evolution de la photosynthèse nette au cours d'un cycle de dessèchement 37

B - Relations entre la photosynthèse nette et la Réserve Facilement Utilisable d'un sol peu profond (14 cm) 39

C - Relations entre la photosynthèse nette et la Réserve Facilement Utilisable d'un sol profond (50 cm) 40

CONCLUSIONS GENERALES 42

BIBLIOGRAPHIE 44

I N T R O D U C T I O N

L'importance et le rôle de l'état hydrique du sol dans la morphologie et la physiologie de la plante ont fait l'objet de nombreux travaux classiques (KOZLOWSKI, 1964, 1968a, 1968b, 1972; KRAMER, 1951, 1956, 1964, 1969; SLATYER, 1957a, 1957b, 1960, 1961, 1967; SLAVIK, 1963, 1965). En effet, si la source d'alimentation en eau de la plante est essentiellement le sol, l'état hydrique édaphique n'est pas toujours compatible avec les besoins en eau de la plante. Aussi les agronomes, les écologistes, les écophysiologistes et tous les expérimentateurs, affrontent quotidiennement sur le terrain ou au laboratoire, le problème de la disponibilité en eau du sol pour la plante.

La manifestation la plus apparente d'utilisation d'eau par la plante est la transpiration végétale qui semble mettre le stock d'eau du sol à la disposition de l'atmosphère. De sorte que, dans le cycle de l'eau, la plante apparaît, pour beaucoup de théoriciens, comme une étape de transit entre le sol et l'atmosphère. Cependant depuis les travaux de GRADMANN (1928) et de VAN DEN HONERT (1948) il est bien établi que la plante n'est pas une simple "mèche" entre le sol et l'atmosphère mais qu'elle intervient par ses résistances internes et ses possibilités d'adaptation pour régler le flux transpiratoire.

Les besoins en eau de la plante, souvent exprimés par rapport aux conditions climatiques locales, doivent l'être aussi en tenant compte de toutes les caractéristiques relatives à la plante.

L'objet de ce travail, d'analyser le concept d'eau disponible pour la plante, nécessite pour mieux le situer de préciser les relations hydriques du sol et les facteurs impliqués dans l'utilisation de la réserve d'eau édaphique.

1) Notion de Réserve Utile et de Réserve Facilement Utilisable

On caractérise le sol du point de vue hydrique par la Réserve Utile (RU), c'est-à-dire le volume d'eau qu'il peut retenir entre la capacité de rétention et le point de flétrissement permanent et mettre à la disposition des végétaux.

La capacité de rétention (CR) est le volume maximal d'eau capillaire retenue dans le sol après ressuyage, lorsque toute l'eau des pores grossiers (diamètre $> 8\ \mu$) se serait écoulée. C'est une notion théorique délicate à manier et difficile à appréhender (COLMAN, 1947; MARSHALL, 1959; RICHARDS et WEAVER, 1944). On utilise plus couramment l'humidité équivalente à la capacité au champ, teneur en eau du sol quand le drainage rapide a cessé (FEODOROFF, 1967; FEODOROFF et al, 1969).

Le point de flétrissement permanent (pFp) est l'expression actuellement utilisée pour désigner le coefficient de fanaison permanente que BRIGGS et SHANTZ (1912) ont défini comme étant l'humidité édaphique à partir de laquelle la plante fane irréversiblement, même en atmosphère saturée de vapeur d'eau.

Capacité de rétention et point de flétrissement permanent varient en fonction de la texture du sol, indépendamment de la nature de la végétation; aussi la réserve utile apparaît comme une caractéristique physique du sol, qui ne peut rendre compte du degré de disponibilité effective de l'eau pour la plante.

Différentes écoles de pensées se sont constituées autour du concept de disponibilité en eau du sol.

Durant plus d'un quart de siècle, VEIHMEYER et HENDRICKSON (1927, 1938) ont fait admettre que les fonctions de la plante ne sont pas altérées par la diminution de la teneur en eau du sol, tant que le point de flétrissement permanent n'est pas atteint. Ils auraient fondé leur conclusion sur les résultats de mesures d'absorption radiculaire et d'ouverture stomatique d'arbres fruitiers, du tournesol, de la vigne et du pin. Ce modèle qui identifie l'eau disponible à la réserve utile a le mérite d'être très pratique et de faciliter la tâche des gestionnaires de périmètres irrigués, mais les observation qui le soutiennent n'ont jamais été confirmées.

D'autres chercheurs dont RICHARDS et WADLEIGH (1952) ont au contraire montré que toute baisse de l'humidité du sol se répercutait sur les fonctions végétales, quelle que soit la teneur en eau initiale. Tout récemment encore SMOLANDER et ses collaborateurs (1975) ont démontré que, dans la gamme de carence hydrique habituelle, en conditions naturelles, le régime transpiratoire de Betula verrucosa Ehrh. dépendait étroitement et essentiellement du contenu en eau du sol. RICHARDS et WADLEIGH (1952) en étaient arrivés à réfuter les observations de VEIHMEYER et HENDRICKSON (1927, 1938), reprochant à ces auteurs d'avoir utilisé des techniques expérimentales inadaptées.

Il existe cependant un troisième courant de pensées, celui introduit par KOZLOWSKI (1949) et qui soutient que la gamme d'humidité utile du sol se divise en un domaine facilement utilisable correspondant au régime maximal des fonctions physiologiques, et un domaine utilisable de façon décroissante; l'importance relative des deux domaines varie avec les expériences. Ainsi, par exemple, LEMEE (1953) montre sur Lepidium sativum que la croissance et le bilan hydrique sont modifiés lorsque le tiers de la réserve utile est utilisé, la fanaison permanente intervenant peu avant le point de flétrissement permanent.

Dans un essai de systématisation HALLAIRE (1960) a montré, sur blé d'hiver en conditions contrôlées de laboratoire, que (fig. 1) la transpiration demeurait maximale dans une gamme d'humidité d'autant plus large que la vitesse de dessèchement du sol était faible. Ainsi plus le courant transpiratoire est fort, ou plus la masse de terre colonisée par les racines est faible, plus la tranche d'humidité correspondant à la transpiration maximale sera faible. Cette gamme d'humidité pour laquelle l'eau du sol n'est pas facteur limitant de la transpiration est l'humidité facilement utilisable (HFU). La réserve facilement utilisable (RFU) est la hauteur d'eau correspondante (en mm)

$$RFU = HFU \times d.a. \times \Delta Z$$

avec d.a. = densité apparente du sol

ΔZ = épaisseur de sol considérée (dm)

Ces trois points de vue sont schématisés dans la figure 2.

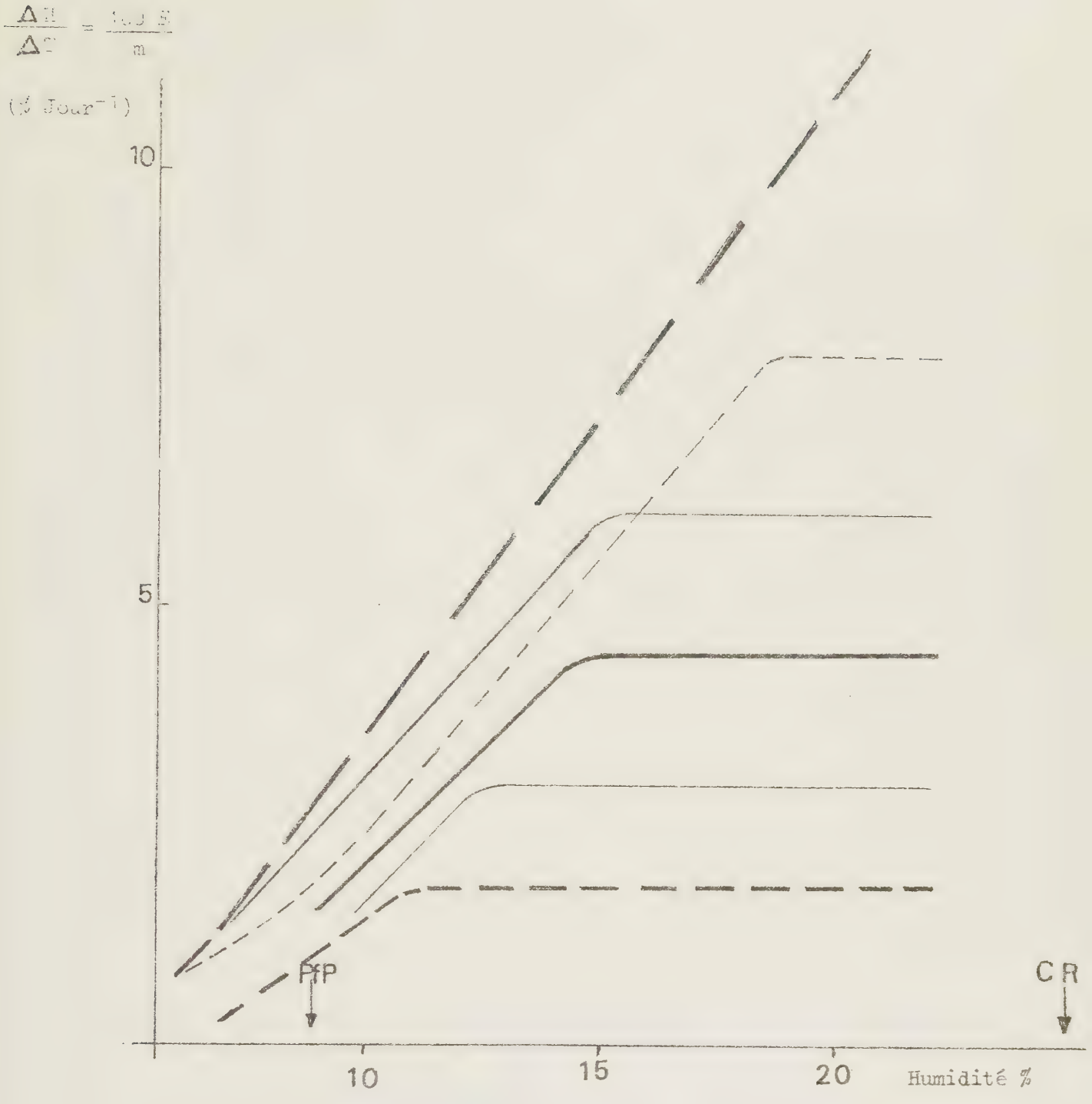


Figure 1 - Evolution de la vitesse de dessèchement du sol (limon) sous blé, pour différents niveaux d'E.T.P. et différentes masses de sol, au cours d'un cycle de dessèchement (d'après HALLAIRE, 1960).

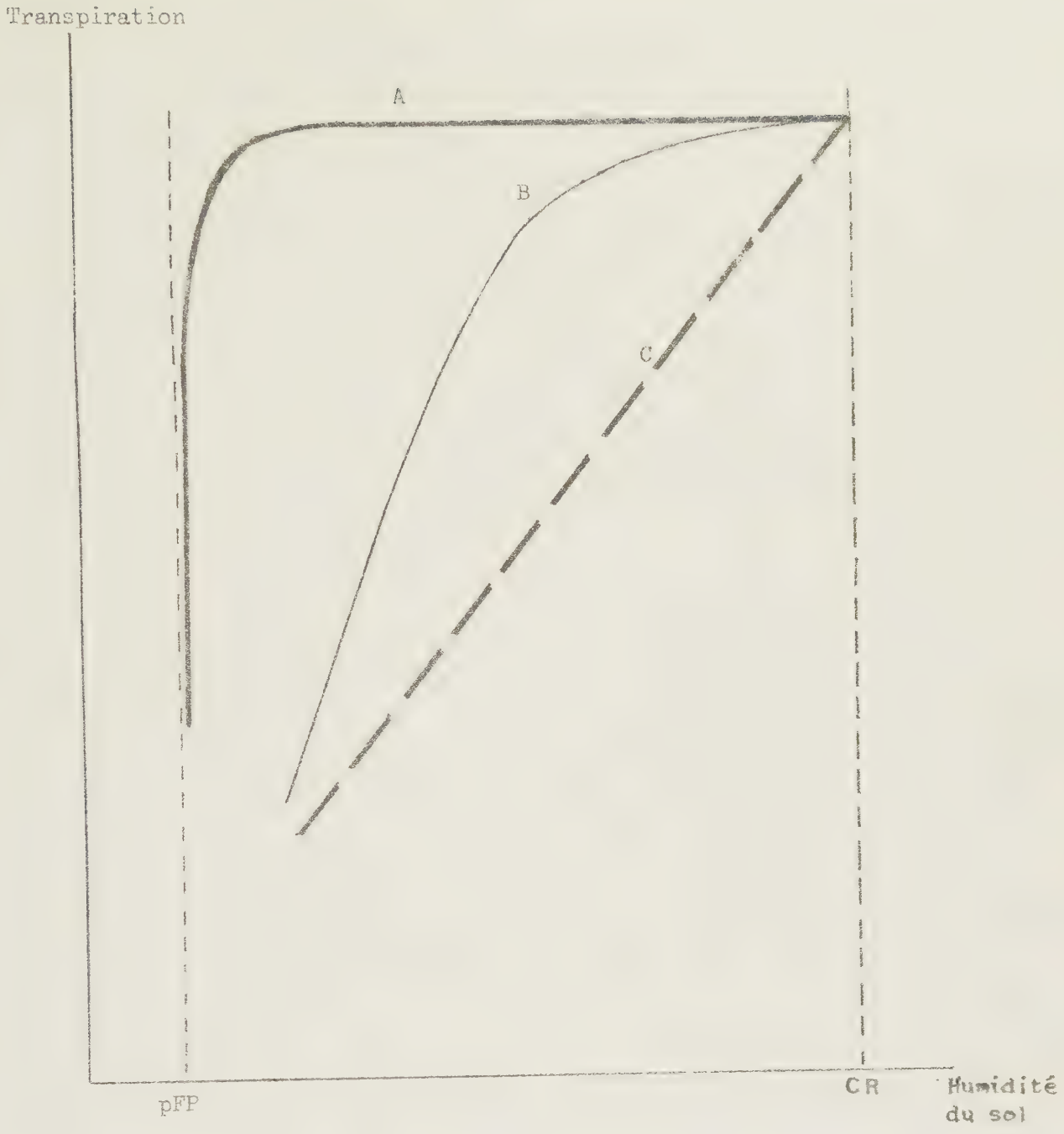


Fig. 2 - Evolution de la transpiration végétale au cours d'un cycle de dessèchement du sol (Bibliographie).

A : Ecole de Veihmeyer
B : Ecole de Kozlowski
C : Ecole de Richards

Ces divers résultats ont été obtenus dans des conditions souvent mal définies et aucune des trois écoles n'a tenu compte des facteurs susceptibles d'influencer l'économie de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère. L'interprétation des résultats est rendue plus délicate encore en ce qui concerne la diversité des critères d'approche de l'eau disponible, car, la sécheresse influence très différemment la plante suivant la fonction physiologique considérée; par exemple une humidité critique commune du sol ne peut être définie pour la transpiration, la division cellulaire ou l'élongation cellulaire (GARDNER et NIEMAN, 1964) et le point de flétrissement permanent ne correspond à la limite d'aucun de ces processus (KRAMER, 1969). Les défenseurs de la troisième école ont pourtant travaillé presque exclusivement sur les relations entre l'humidité édaphique et la vitesse de transpiration ou le bilan hydrique de la plante.

A partir de 1955, la confirmation des théories énergétiques de l'évapotranspiration incite les chercheurs à considérer la transpiration comme la seule fonction physiologique capable de traduire fidèlement l'état de l'eau dansle sol. On introduit l'étude systématique de l'influence de la demande évaporative sur la disponibilité en eau du sol (MAKKING et VAN HEEMST, 1956; HALLAIRE, 1960; DENMEAD et SHAW, 1962; GARDNER et EHLIG, 1962). Les résultats ont confirmé l'existence d'un domaine d'humidité facilement utilisable à l'intérieur de la gamme d'humidité utile; ils ont donné lieu à des analyses théoriques dont l'amplitude n'est pas toujours en rapport avec les observations expérimentales (BOUCHET et HALLAIRE, 1964; COWAN, 1965; GARDNER, 1960, 1965; HALLAIRE, 1961, 1964; PHILIP, 1957 ; VISSER, 1963, 1964). Les expériences étant conduites en conditions naturelles ou dans des conditions de laboratoire souvent imparfaitement contrôlées, la composante des fluctuations transpiratoires réellement imputable au régime hydrique du sol est difficilement discernable.

2) Facteurs en jeu dans la disponibilité en eau du sol

Appréhender la disponibilité de l'humidité édaphique à travers les variations du régime transpiratoire nécessite la prise en considération de toutes lesinfluences subies par l'eau depuis la matrice du sol jusqu'aux sites de vaporisation dans la chambre sous-stomatique.

Pour décrire le mouvement de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère, tous les auteurs s'accordent à utiliser le modèle analogique développé par VAN DEN HONERT (1948). Le modèle a été proposé par GRADMANN (928); les formes perfectionnées actuelles sous lesquelles ont le connaît sont dues essentiellement à PHILIP (1957), SLATYER (I960), COWAN (1965) et RAWLINS (I966). L'hypothèse de départ sur laquelle il repose est l'existence d'un flux continu d'eau dans ce qu'on convient d'appeler le continuum sol-plante-atmosphère (PHILIP, 1966); on assimile ensuite le flux d'eau au mouvement du courant électrique dans un conducteur; dès lors le courant transpiratoire T répond à un gradient de potentiel : il est proportionnel à la différence de potentiel hydrique ($\Psi_1 - \Psi_2$; $\Psi_2 - \Psi_3$; etc.....) en divers points le long du système, et inversement proportionnel à l'impédance (Z_{1-2}; Z_{2-3}; etc...) rencontrée (COWAN, I965)

$$T = \frac{\Psi_1 - \Psi_2}{Z_{1-2}} = \frac{\Psi_2 - \Psi_3}{Z_{2-3}} = \text{etc...}$$

Les potentiels et les résistances en série sont schématisés dans les figures 3 et 4.

L'eau doit vaincre de nombreuses résistances pour parvenir aux sites de vaporisation dans les feuilles et l'atmosphère. Le potentiel de l'eau dans les cellules du mésophylle (DE, fig. 4) est souvent beaucoup plus bas que la valeur critique à laquelle les feuilles perdent leur turgescence. Mais la transpiration intense fait perdre à la plante plus d'eau qu'elle n'en reçoit du sol (KRAMER, 1956, 1969); il apparaît une chute de potentiel hydrique dans les feuilles, qui se transmet de proche en proche aux racines; le gradient de potentiel qui s'en suit crée un appel d'eau du sol aux racines, qui remonte le système hydrodynamique (KRAMER et al, 1967). LEVITT (1956) estime qu'en conditions de très forte transpiration et de grande dépression dans le xylème, l'eau est littéralement injectée dans les racines.

Il apparaît donc que l'état hydrique interne et les besoins en eau de la plante sont fonction de la demande évaporative de l'air, des facteurs édaphiques déterminant la disponibilité de l'eau (texture, structure, conductivité hydraulique, etc...) et de l'aptitude propre de la plante à utiliser l'eau du sol.

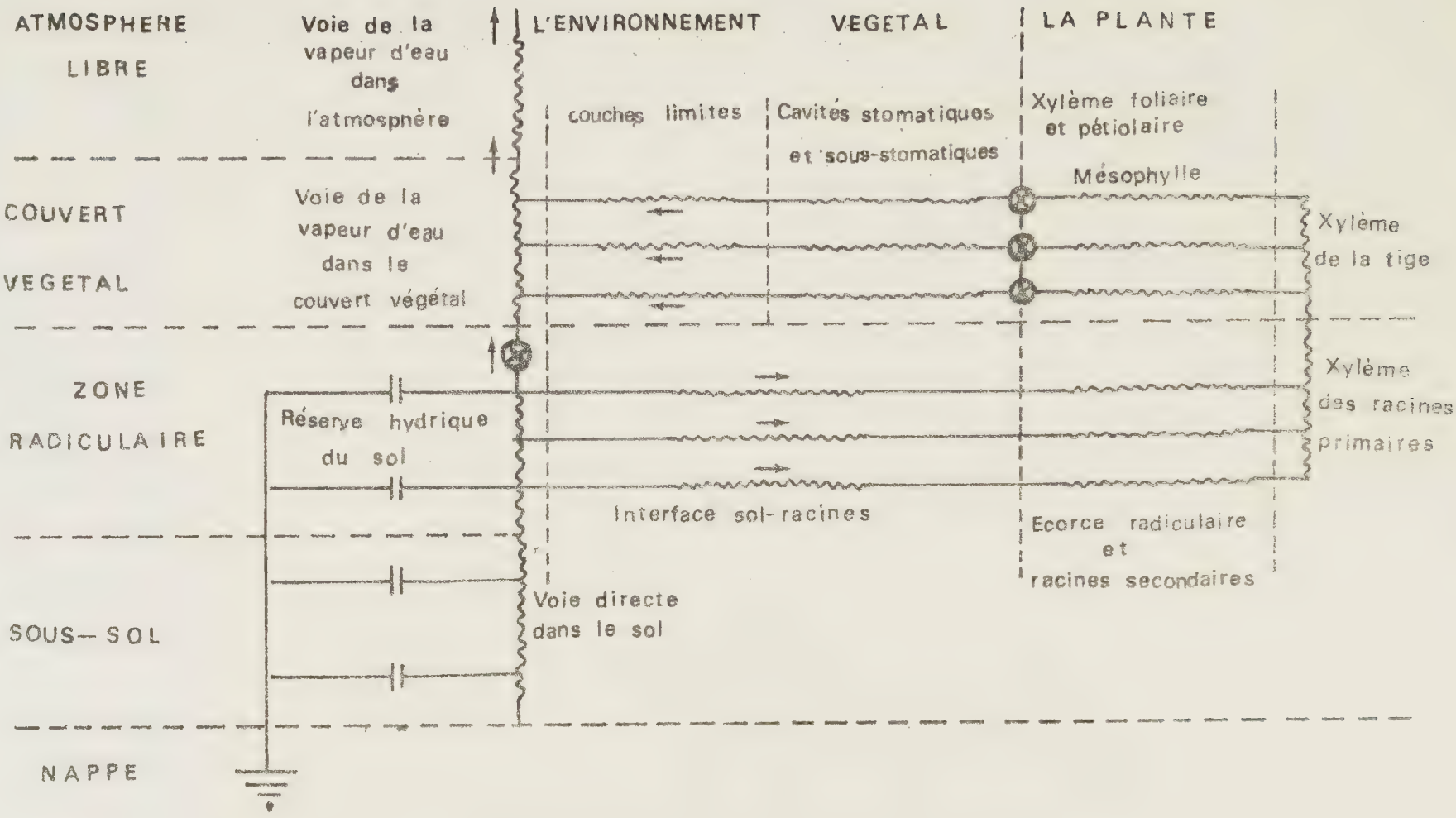


Figure 3 - Schéma des voies de transfert d'eau dans le sol, la plante et l'atmosphère. Les sites de changement d'état sont indiqués par le symbole ⊗ (D'après COWAN, 1965).

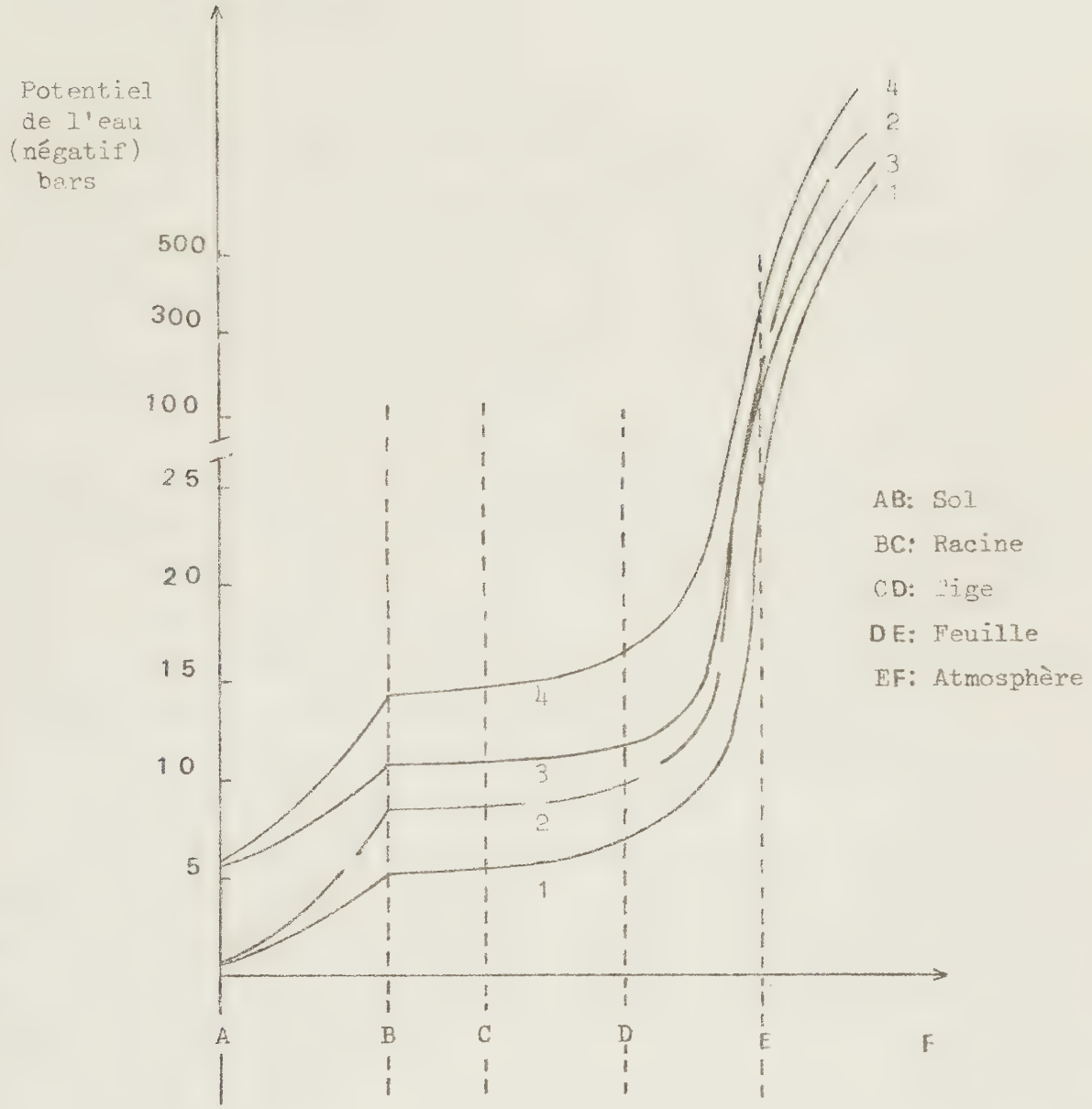


Fig. 4 - La distribution du potentiel dans le continuum sol-plante-atmosphère dans différentes conditions d'humidité du sol et d'évaporation atmosphérique.

1 - Humidité forte - Evaporation faible
2 - Humidité forte - Evaporation forte
3 - Humidité faible - Evaporation faible
4 - Humidité faible - Evaporation forte

(D'après HILLEL, 1974)

a) Demande évaporative

Le bilan énergétique étudié à l'échelle d'une région uniforme, et sur une période suffisamment longue (supérieure à 24 heures), montre l'énergie radiative comme facteur déterminant de l'évapotranspiration (BOUCHET, 1964; DECKER, 1959; LEMON, 1960; PENMAN, 1948; TANNER, 1957, 1960, 1963) et, lorsque le couvert végétal ne manque jamais d'eau on parle d'évapotranspiration potentielle (ETP) (THORNTHWAITE, 1948; PENMAN, 1956) qui sert de référence pour évaluer le pouvoir évaporant de l'atmosphère.

A l'échelon de la plante ou de la feuille le concept d'ETP conserve toute sa validité, mais l'ETP ne dépend plus uniquement des conditions énergétiques de l'environnement : la méthode du bilan énergétique appliquée à la feuille a conduit les auteurs à tenir compte de la forme, des dimensions de la position, des propriétés aérodynamiques et de l'albédo de la feuille (ASTON et al, 1970; BOUCHET, 1963, 1964; GATES, 1962, 1968; de PARCEVAUX, 1972; PERRIER, 1966, 1968). Le nombre, la morphologie et l'état des stomates s'avèrent aussi d'une grande importance dans le régime instantané d'échanges thermiques et gazeux de la feuille avec l'atmosphère.

Dans une analyse fine de la demande évaporative (à l'échelle de la plante ou de la feuille), on doit de plus tenir compte du microclimat d'énergie lumineuse, d'humidité relative et de vent; si bien qu'en conditions naturelles où varient ces facteurs, il est toujours difficile de faire une étude comparative de l'influence de la demande évaporative sur le bilan hydrique de la plante et la réserve facilement utilisable. Les résultats expérimentaux relatifs aux effets de la demande évaporative sur la RFU sont peu nombreux :

HALLAIRE (1960) a montré sur le blé d'hiver arraché au champ et soumis à un cycle de dessèchement en laboratoire que le domaine d'humidité facilement utilisable se réduisait lorsque la vitesse de dessèchement du sol augmentait (fig. 1).

Le régime de dessèchement était fixé conjointement par la masse de terre et le niveau de transpiration imposé à la culture par les conditions énergétiques de l'environnement.

Les observations de DENMEAD et SHAW (1962) sur le maïs en conditions naturelles semblent faire ressortir plus nettement les effets de l'évapotranspiration potentielle journalière sur la transpiration et les relations hydriques sol-plante. La gamme d'humidité facilement utilisable est systématiquement réduite lorsque l'ETP est élevée. Ce résultat n'est pas obtenu sur un cycle de dessèchement mais sur plusieurs cultures parallèles dont les humidités édaphiques sont différentes, le but du protocole expérimental étant de diminuer l'effet des variations de conditions microclimatiques naturelles.

L'augmentation de la demande évaporative semble donc limiter la disponibilité de l'humidité édaphique.

b) Facteurs édaphiques déterminant la disponibilité de l'eau pour la plante

La texture et la structure influencent la disponibilité en eau du sol directement et par leurs conséquences. En déterminant la taille et la distribution des pores, elles contrôlent la capacité totale en eau du sol, l'importance relative de l'eau libre et de l'eau liée et le volume d'air disponible pour la respiration des racines.

La taille des particules minérales et des micropores du sol est responsable de l'intensité des forces capillaires et d'adhésion de l'eau, lesquelles sont à l'origine du potentiel matriciel (MALLAIRE, 1961, 1964).

La géométrie et la distribution des pores définissent la conductivité hydraulique dont la notion est capitale pour les mouvements de l'eau dans le sol. Si, en conditions de saturation, les racines disposent librement d'eau, dès le ressuyage du sol le flux transpiratoire (ou l'absorption radiculaire crée une région relativement sèche au voisinage des racines et un gradient de potentiel hydrique entre la matrice du sol et la proche rhizosphère. Le développement de la sècheresse diminuant rapidement la conductivité hydraulique GARDNER, 1956, 1958; PHILIP, 1971, 1974; PHILIP et FORRESTER, 1974), la migration de l'eau des zones humides de plus en plus éloignées vers la racine peut être vite limitée dans des condtions d'humidité moyenne édaphique relativement bonnes.

L'expérience la plus démonstrative de l'influence spécifique de la texture du sol sur la disponibilité de l'eau est due à MILLER et MAZURAK (1958). Ces auteurs ont montré, sur le tournesol, que parmi une série de 20 fractions granulométriques de sol tassées différemment et maintenues au même potentiel hydrique, la plus grande vitesse de croissance était obtenue sur les particules de 0,1 à 0,5 mm de diamètre; la croissance est nulle sur les fractions granulométriques inférieures à 0,009 mm ou supérieures à 0,5 mm. Aux textures très fines, l'aération insuffisante des racines serait le facteur limitant de la croissance; aux textures grossières la conductivité hydraulique faible en raison du mauvais contact entre racines et particules terreuses, aurait l'influence la plus déterminante.

L'entrée de l'eau dans la racine est conditionnée essentiellement par le potentiel hydrique à l'interface sol-racine (GARDNER, 1960; KRAMER, 1956; SLATYER, 1957b).

c) Aptitude de la plante à utiliser l'eau du sol

La croissance radiculaire peut se poursuivre dans le temps et dans l'espace pendant toute la vie active de la plante. Les conséquences immédiates sont:

-la colonisation de régions nouvelles toujours plus humides où l'eau est moins étroitement liée au sol. En conditions naturelles, la disponibilité de l'eau des horizons profonds du sol dépend de la vitesse de progression du front radiculaire; si la période sèche vient à se prolonger accidentellement seuls les espèces ou individus à croissance radiculaire rapide et profonde subsistent (EVENARI, 1960; KILLIAN et LEMEE, 1956; KRAMER, 1969; OPPENHEIMER, 1962; VERNET et CHAUSSAT, 1961).

-l'augmentation de la densité radiculaire et la diminution du parcours moyen de l'eau entre la matrice du sol et la racine, ce qui contribue à diminuer la résistance totale du sol au mouvement de l'eau et à modérer l'effet défavorable de la baisse de la conductivité hydraulique (COWAN, 1965; REIMANN et al, 1946; Mc WILLIAM et KRAMER, 1968). La spécificité du système radiculaire (pivotant ou fasciculé) semble jouer un rôle déterminant dans ce processus.

En outre, au fur et à mesure de l'installation de la carence hydrique ou de la hausse du courant transpiratoire consécutive à un accroissement de la demande évaporative, la racine aurait tendance à augmenter sa surface active (BROUWER, 1953; SIRP et BREWIG, 1935; SORAN et COSMA, 1962).

La plante entière offre une grande résistance au passage de l'eau de l'interface sol-racine à l'interface feuille-atmosphère.

La plus grande résistance se situerait à l'entrée de la racine (entre l'assise pilifère et les vaisseaux ligneux) où l'eau doit traverser des assises de cellules vivantes. De nombreux auteurs dont BROUWER (1954), WEATHERLEY (1965) ont montré que la résistance interne de la racine décroît lorsque le courant transpiratoire augmente ou lorsque le gradient de potentiel hydrique croît le long de la racine.

Les vaisseaux ligneux de la racine et les faisceaux libéro-ligneux de la tige opposent une faible résistance à la circulation de l'eau; mais il semble que le pétiole (notamment des feuilles de base) a une résistance relativement forte (DIMOND, 1966). On admet généralement que le limbe foliaire a une résistance faible (MER, 1940; PLYMALE et WYLIE, 1944; WYLIE, 1938).

La résistance stomatique varie très largement suivant l'état d'ouverture des stomates, lequel est contrôlé par les conditions énergétiques, chimiques et hydriques de la plante et de son environnement (GAASTRA, 1959, GATES, 1966; HOLMGREN et al, 1965; PENMAN et SCHOFIELD, 1951; PENMAN et LONG, 1960; SLATYER et BIERHUIZEN, 1964).

La résistance cuticulaire dépend de l'espèce végétale, de l'âge de la feuille, des conditions expérimentales de croissance et des conditions de mesure (BOYER et KNIPLING, 1965; KUIPER, 1961; SLATYER et BIERHUIZEN, 1964).

On dispose de très peu de données expérimentales sur l'importance relative de la résistance des différents organes d'une même plante. Les tentatives de JENSEN et de ses collaborateurs (1961) sur la tomate et le tournesol montrent que la plus grande résistance se rencontre dans les racines : elle est 3 ou 4 fois plus élevée que celle de la tige et 2 fois celle de la feuille, la résistance totale étant plus grande chez le tournesol que chez la tomate.

3) - CONCLUSION ET BUT DU TRAVAIL

Le volume et le régime d'extraction de l'eau du sol par la plante sont donc fonction de l'aptitude du sol à fournir et à transmettre l'eau vers les racines et de l'aptitude des racines à absorber l'eau du sol à un rythme suffisant pour satisfaire les besoins de la transpiration réelle ,lesquels dépendent de la demande évaporative et des propriétés hydrodynamiques de la plante. Lorsque l'alimentation en eau des racines est bien assurée, seules les conditions énergétiques de l'environnement semblent limiter la transpiration qui peut prendre alors sa valeur potentielle. Certains auteurs dont MOLZ et ses collaborateurs (1968) ont tenté de définir une disponibilité potentielle d'humidité en terme de flux d'eau que le sol peut transmettre à la racine.

Le présent travail se propose l'étude expérimentale, en conditions contrôlées de phytotron, de l'influence de la texture du sol, de la demande évaporative, du type d'enracinement et du stade phénologique de la plante sur l'humidité facilement utilisable. Les relations de la transpiration avec la photosynthèse seront ensuite analysées afin de préciser l'efficience de l'humidité disponible lorsque la carence hydrique se développe dans le sol.

MATERIEL ET TECHNIQUES EXPERIMENTALES

I - MATERIEL VEGETAL

Nous avons travaillé essentiellement sur deux espèces mésophytes :

-Le blé tendre de printemps (Triticum vulgare Vilm.) type REX, VILMORIN, choisi pour sa rapidité d'enracinement et l'homogénéité de son système radiculaire fasciculé (JANJATOVIC, 1968; SCOTT-RUSSEL et SANDERSON,1967).

-La moutarde blanche (Sinapis alba L.) capable d'une grande adaptation aux conditions hydriques de l'habitat (VARTANIAN, 1970) et possédant un appareil radiculaire pivotant.

Une troisième espèce, la betterave potagère (Beta vulgaris L.), a également été utilisée pour servir de comparaison avec la moutarde dont le pivot n'est pas toujours bien développé dans les conditions de phytotron.

II - SOLS

Deux types de sol ont été choisis .

- Le sable superficiel de la Plaine de la Solle (Forêt de Fontainebleau, Seine-et-Marne).

- Le limon des plateaux, prélevé dans les 10 premiers centimètres des terres de cultures de la Station INRA de la Minière(YVELINES).

Un troisième type de sol, de texture sableuse comme celui de la Solle mais dans laquelle les sables fins sont prédominants, a été aussi utilisé quelquefois: il s'agit du sable de la Plaine de Chanfroy (Forêt de Fontainebleau).

La composition granulométrique et les caractéristiques hydriques des sols sont données dans les tableaux 1 et 2.

III - CONDITIONS EXPERIMENTALES

Toutes les cultures ont été conduites en conditions expérimentales contrôlées de phytotron où nous avons utilisé trois niveaux de demande évaporative.

Au microphytotron SHERER de l'Institut National Agronomique (PARIS), nous avons disposé d'une photopériode de 12 heures pendant laquelle le rayonnement global au niveau des cultures était de 150 watts.m^{-2} (0,36 cal.cm^{-2}.mn^{-1}).

La température était fixée à 20°C le jour et 16°C la nuit, l'humidité relative de l'air maintenue à 60 % jour et nuit. La vitesse du vent variait légèrement autour de 1,5 m.s^{-1}. Dans ces conditions, la pastille Piche évaporait 5,4 mm par jour.

Pour le même niveau de rayonnement global, une photopériode de 16 heures, un régime de brassage plus faible de l'air (0,2 à 0,5 m.s^{-1}) et une température constante de 22°C, nous avons travaillé au Phytotron de Gif-sur-Yvette (CNRS) à deux niveaux d'humidité relative de l'air : 50 % et 70 %. Les valeurs correspondantes d'évaporation mesurée à l'évaporographe Piche sont 7,5 et 3,5 mm par jour.

Les études en chambre d'assimilation sont faites dans les salles mêmes du Phytotron ou dans des montages individuels réunissant les mêmes conditions d'environnement. Toutefois les conditions d'hygrométrie n'ont pu être maîtrisées, car à débit d'air constant, elles dépendent du régime transpiratoire de la plante.

IV - METHODE DE CULTURE

Les graines, ou les glomérules, germés, sont repiqués après 24 heures pour la moutarde, 36 à 48 heures pour le blé, ou 4 à 6 jours pour la betterave. Le repiquage se fait à raison d'une plantule par pot, pour la moutarde ou la betterave, et de cinq plantules par pot ou colonne de blé.

TABLEAU 1

Composition granulométrique des sols de culture

Fraction Granulométrique	Sable de la Solle	Sable de Chanfroy	Limon de la Minière
Sable grossier	36,5 %	18,0 %	3,0 %
Sable fin	59,8 %	79,2 %	8,4 %
Limon grossier	1,4 %	2,2 %	67,8 %
Limon fin	1,4 %	0,2 %	10,2 %
Argiles	0,9 %	0,3 %	10,3 %

Tableau 2 - Caractéristiques hydriques et édaphologiques des sols de culture (en pots).

TERRE	Densité apparente	Porosité totale	Humidité équivalente (Bouyoucos)	Point de flétrissement permanent	Réserve Utile
Limon de La Minière	1,29	51 %	20 %	7 %	13 %
Sable de La Solle	1,50	41 %	5,8 %	1,8 %	4 %
Sable de Chanfroy	1,45	45 %	5 %	1,8 %	3,2 %

Les pots de culture en plastique opaque, fermés à la base, de 14 cm de haut et 8 cm de côté, contiennent 1100 g de limon, 1300 g de sable de Chanfroy ou 1400 g de sable de la Solle. Les colonnes mesurent 8,5 cm de diamètre et 50 cm de hauteur; elles sont remplies de 3500 g de limon (terre sèche).

Le sol est humidifié au départ à la capacité au champ, cette humidité est ensuite maintenue constante par des arrosages réguliers effectués alternativement à l'eau déminéralisée et à la solution nutritive S 21 (CHAUSSAT, 1966) ou à la solution nutritive du Phytotron.

La composition des solutions nutritives est donnée dans les tableaux 3 et 4.

V - CONDUITE DES EXPERIENCES ET PARAMETRES MESURES

Il s'agit d'amener des plants de moutarde, de blé ou de betterave, poussant sur sable ou limon, à différents stades de développement, et de les laisser ensuite épuiser progressivement la réserve hydrique du sol, tout en observant leur régime de transpiration ou de photosynthèse en relation avec les variations de la teneur en eau ou du potentiel hydrique du sol.

A - Mesure de la transpiration

Nous avons utilisé deux méthodes de détermination de la transpiration :

1) Méthode gravimétrique

Mise au point par HALES (1727), elle consiste à suivre les différences de poids de l'ensemble plante-pot pendant des intervalles de temps donnés. Le pot étant en matériau imperméable et la surface du sol étant protégée de l'évaporation physique au moyen d'une feuille de parafilm, la différence de poids observée représente le poids d'eau rejeté, si l'intervalle est petit. On peut négliger dans ce cas l'augmentation de poids du matériel végétal.

Tableaux 3 et 4 - Composition des solutions nutritives :

A : Phytotron de Gif-sur-Yvette

B : Microphytotron de l'INA (Paris)

Composants minéraux	Quantité (mg/l)	
	Solution A	Solution B
KNO_3	274	242
KH_2PO_4	137	245
$MgSO_4$, $7H_2O$	274	
$(NH_4)_2SO_4$	137	
$Ca(NO_3)_2$, $4H_2O$	1095	354
EDTA 2Na,Fe	41	
KCl	2,74	
H_3BO_3	3	1,86
$MnSO_4$, H_2O	1,7	1,7
$ZnSO_4$, $7H_2O$	0,274	0,29
$(NH_4)_6Mo_7O_{24}$, $4H_2O$	0,274	0,935
$CuSO_4$, $5H_2O$	0,137	0,25
H_2SO_4	0,135 ml/1000l	
$MgNO_3$, $6H_2O$		154
K_2SO_4		157
NH_4NO_3		144
EDTA		36,82
$FeSO_4$, $7H_2O$		24,9
KOH		8,07

2) Méthode gazométrique

La plante est placée dans une enceinte hermétique dans laquelle on fait circuler un courant d'air de débit connu dont on mesure les paramètres hydriques en amont et en aval de l'enceinte. Dans le présent travail c'est le point de rosée de l'air qui est enregistré en continu à l'entrée et à la sortie de l'enceinte d'assimilation. Le montage utilisé à cet effet a servi parallèlement à la mesure de la photosynthèse (fig. 5).

L'air est admis dans un compresseur ou un réservoir stabilisateur, détendu et envoyé dans une série de bains froids thermostatés dans lesquels il barbote, ce qui permet de fixer la température du point de rosée. Un débit d'air constant — préalablement porté à la température de la culture — passe sur la plante contenue dans une enceinte d'assimilation étanche adaptée à la colonne de terre (fig. 6). Des dérivations en amont et en aval de la chambre conduisent une fraction de l'air dans un hygromètre à point de rosée et dans un analyseur de CO_2.

3) Mode de calcul de la transpiration

En raison de la variabilité individuelle des feuilles il nous a paru nécessaire de faire les mesures sur les plantes entières qui intègrent toutes les variations; nous mesurons donc la réponse globale de la plante à l'assèchement.

En étude gravimétrique la vitesse de transpiration est donnée par la perte de poids $(P_1 - P_2)$ de l'ensemble pot-plante dans l'intervalle de temps $(t_2 - t_1)$, rapportée à la durée de cet intervalle (jour ou heure).

$$T = \frac{P_1 - P_2}{t_2 - t_1}$$

L'analyse gazométrique assimile la vapeur d'eau à un gaz parfait (dans certaines limites). Dès lors on a :

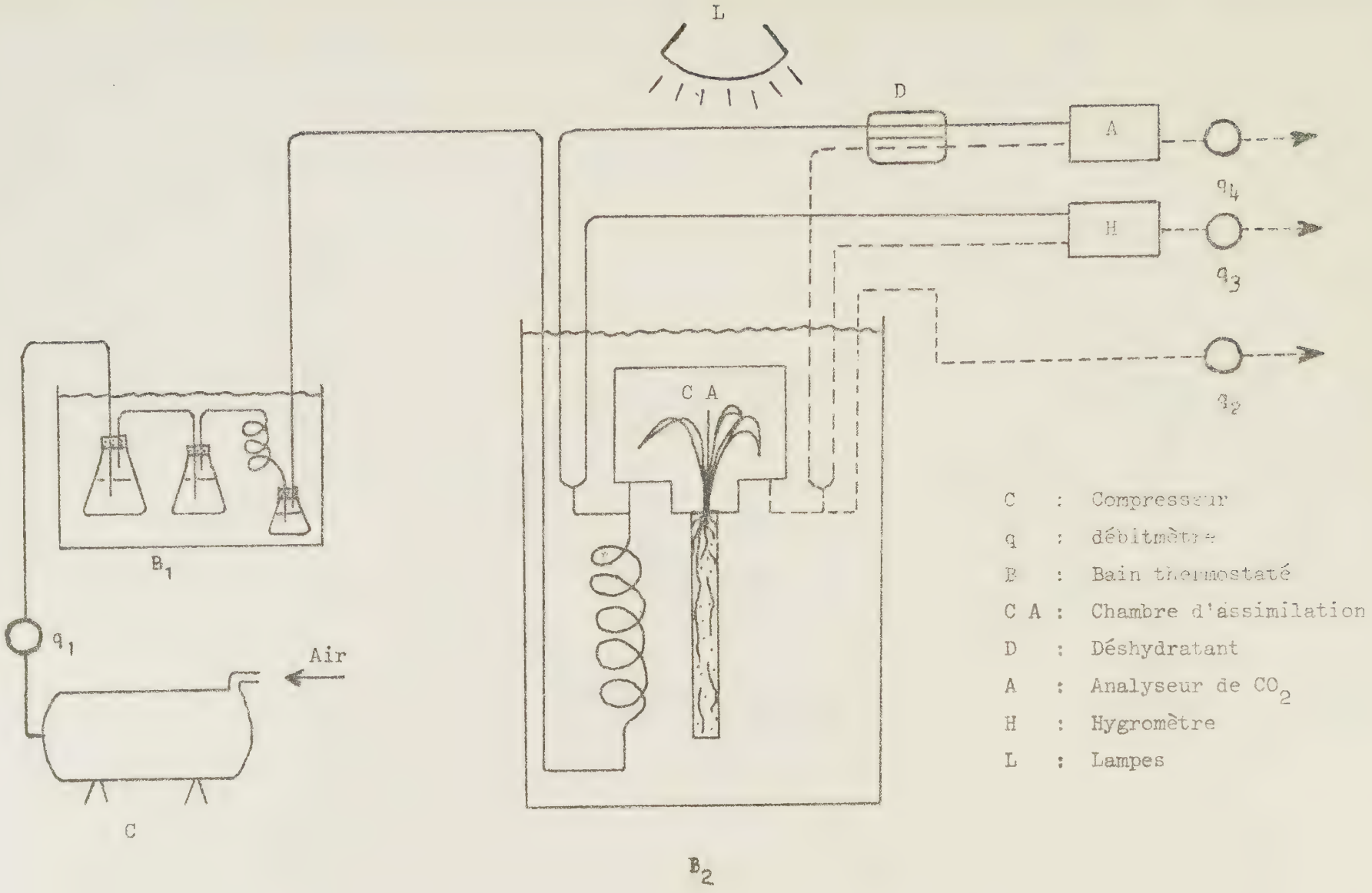


Fig. 5 - Schéma de montage pour mesure de photosynthèse et de transpiration.

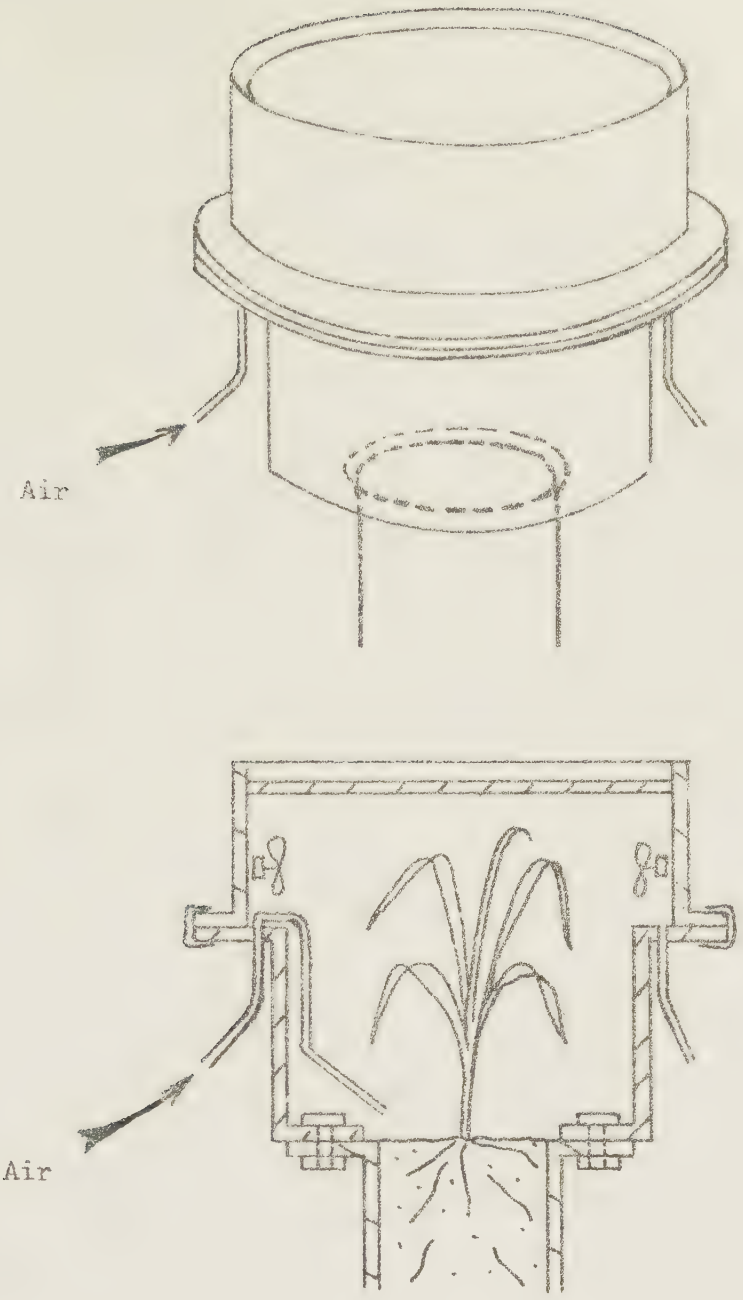


Fig. 6 - Vue générale et coupe longitudinale de la chambre d'assimilation utilisée en bain thermostaté.

$$FV = \frac{m}{M} RT$$

F : tension de vapeur d'eau (pascal)
V : volume de gaz (m^3)
m : masse d'eau (kg)
M : masse molaire de l'eau ($18{,}016.10^{-3} Kg.mole^{-1}$)
R : constante des gaz parfaits ($8{,}31432$ joules.$mole^{-1}.K^{-1}$)
T : température absolue (°K)

On tire, pour toute tension de vapeur d'eau, la masse volumique de la vapeur :

$$\frac{m}{V} = F \frac{M}{RT}$$

Soit δV le volume d'air qui traverse l'enceinte par unité de temps (δt) lorsque le débit q serait constant :

$$\delta V = q \delta t$$

Ce volume δV entraînerait une masse d'eau égale à

$$\delta m = F. \frac{M}{RT} . q . \delta t$$

Les tables donnent F en fonction de la température de rosée.

Si aux points de rosée à l'entrée et à la sortie de la chambre correspondent les tensions de vapeur Fe et Fs, la variation de masse d'eau contenue dans l'air, pour un débit et un temps de passage donnés, se formule :

$$\delta m = (Fs - Fe) \frac{M}{RT} . q . \delta t$$

Et la transpiration est donnée en $kg.s^{-1}$ par

$$T = \frac{\delta m}{\delta t} = (Fs - Fe) . \frac{M}{RT} . q$$

B - Mesure de la photosynthèse

Le montage utilisé est le même que celui mis en oeuvre dans l'étude gazométrique de la transpiration (figures 5 et 6). L'air est analysé dans un appareil à absorption de rayonnement infra-rouge du type UNOR-S2 (Maihak A.G. Hambourg).

Des montages plus simples sont installés dans les salles mêmes du Phytotron où nous avons utilisé des enceintes cubiques et des enceintes cylindriques de grande taille suivant l'âge des plantes (Fig. 7A et 7B).

L'équation d'état des gaz parfaits appliquée à une mole de CO_2 permet d'avoir la masse volumique ρ de CO_2 pur dans nos conditions de travail.

$$PV = RT$$

$$\rho = \frac{M}{V} = \frac{MP}{RT}$$

avec M : Masse molaire du CO_2 (44g)

V : Volume molaire du CO_2 dans les conditions de travail (cm^3)

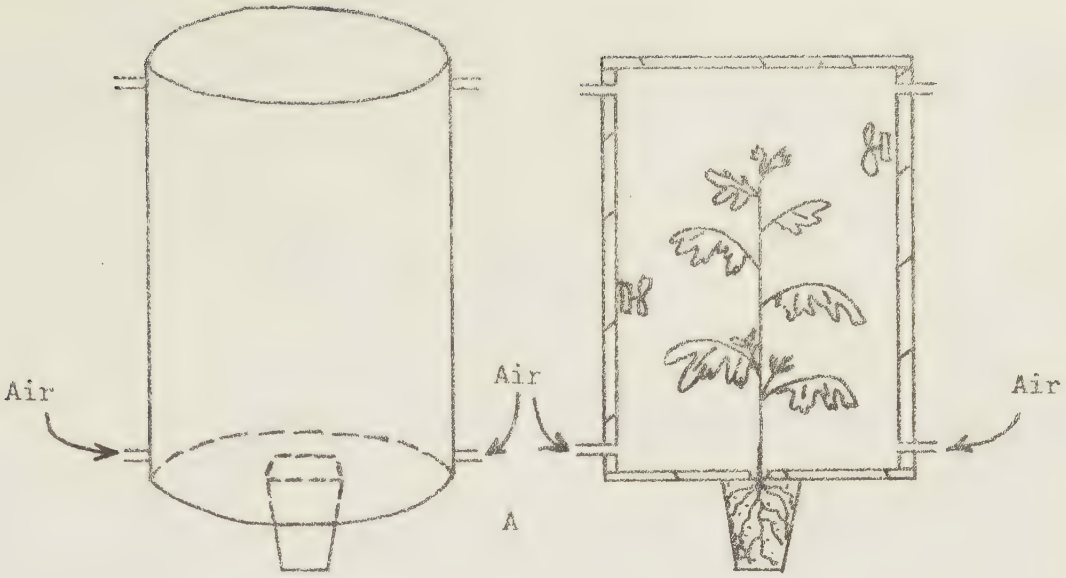
P : Pression ($1{,}014.10^6$ baryes)

R : Constante des gaz parfaits ($8{,}31{,}10^7$ cgs)

T : Température absolue (295° K)

$$\rho = 1{,}80.10^{-3}\ g.cm^3$$

L'étalonnage de l'analyseur permet de lire directement le diagramme en concentration volumique de CO^2 (V_1% et V_2%) de l'air à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation.



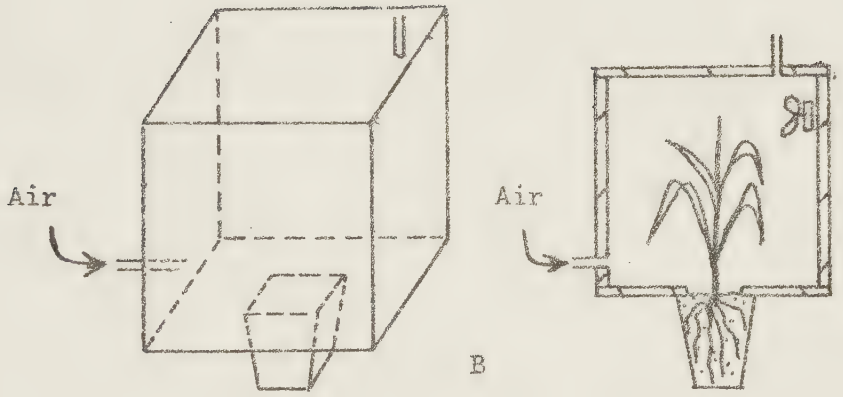


Fig. 7 - Chambres d'assimilation utilisées au Phytotron : vue générale et coupe longitudinale.

A : pour plantes de grande taille
B : pour petites plantes

Si q est le débit d'air ($l.h^{-1}$) la variation horaire de masse de CO_2 entre l'entrée et la sortie de la chambre est égale à la photosynthèse nette et vaut :

$$PN = (V_{1\%} - V_{2\%}).q.\rho. \quad \text{en } g.h^{-1}$$

C - Mesure des paramètres hydriques de la plante et du sol

1) Teneur relative en eau de la feuille

La teneur relative en eau semble la meilleure expression de la quantité d'eau contenue dans un organe végétal. Nous avons adopté la technique de mesure mise au point par BARRS et WEATHERLEY (1962), utilisant des feuilles entières. Le temps de saturation retenu après l'étude de la cinétique de saturation des feuilles de blé et de moutarde est de 4 heures.

Soient P_f, Ps et Psec les poids de matière fraîche, saturée et sèche de feuille. La turgescence relative est donnée par :

$$TR\ \% = \frac{P_f - Psec}{Ps - Psec} \times 100$$

Le déficit hydrique est égal à :

$$DH\ \% = \frac{Ps - Pf}{Ps - Psec} \times 100$$

2) Humidité pondérale du sol

A la suite des mesures gravimétriques de la transpiration, on dispose à tout instant du poids de l'ensemble pot-terre-plante. Connaissant le poids du pot (T), le poids de terre sèche (Psec) déterminé en fin de traitement et le poids approximatif du matériel vivant (m)*, on calcule l'humidité moyenne du sol correspondant à chaque pesée :

$$H\ \% = \frac{P - T - m - Psec}{Psec} \times 100$$

* m est déterminé sur des plantes de même âge cultivées dans les mêmes conditions (moyenne de 8 plantes).

L'humidité moyenne du sol, entre deux pesées consécutives P_1 et P_2, est évaluée par :

$$H\ \% = \frac{50}{Psec} \left[P_1 + P_2 - 2\ (Psec + T + m) \right]$$

3) Potentiel hydrique dans la feuille et dans le sol

Il a été mesuré au moyen de le technique des thermocouples micropsychrométriques à effet Peltier dérivée de SPANNER (1951), sur des échantillons de feuille (rondelles) ou dans le sol en pot (matériel WESCOR, INC - U.S.A.).

On peut trouver un exposé précis et complet de la méthode dans CAMPBELL et GARDNER (1971, RAWLINS (1966), RHAIEM (1969), VALANCOGNE et DAUDET (1974), VERNET et al. 1970).

VI - DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES EDAPHOLOGIQUES ET HYDRIQUES DU SOL

A - Analyse granulométrique (Tableau 1)

L'analyse granulométrique des terres de culture a été effectuée d'après la méthode internationale.

B - Porosité totale et densité apparente (Tableau 2)

Elles sont déterminées à la méthode du cylindre de KOPECKI qui consiste à mesurer le poids saturé sous vide (Ps) et le poids sec (Psec) d'un volume connu (V) de sol, prélevé dans le pot en fin de culture.

$$\text{Porosité totale} = \frac{P_s - P_{sec}}{1 \times V} \times 100$$

$$\text{Densité apparente} = \frac{P_{sec}}{1 \times V}$$

C - Humidité équivalente à la capacité au champ (Tableau 2)

Trois techniques différentes ont été employées :

- La technique préconisée par BRIGGS et Mc LANE (1907), qui consiste à considérer l'humidité finale d'un échantillon de terre préalablement saturé d'eau puis soumis à une centrifugation à 1000 g* pendant 20 minutes.

- La technique de BOUYOUCOS (1929) qui élimine l'eau de gravité par l'action d'une dépression inférieure à 700 mb sous l'échantillon de terre.

- La technique de ressuyage de l'échantillon soumis à la succion d'une masse plus volumineuse de terre sèche avec laquelle il est en contact.

Une certaine variabilité est constatée dans les résultats; nous avons retenu ceux de BOUYOUCOS qui nous ont paru être les plus homogènes.

D - Etablissement de la courbe pF-humidité du sol (Figure 8)

L'établissement de la courbe a nécessité le recours aux deux méthodes classiques imposées par les gammes de tension de l' eau dans le sol :

- La méthode d'extraction de l'eau sous pression dans les presses RICHARDS;

. L'appareil à plaque de porcelaine poreuse pour les pressions de 0 à 2 bars (RICHARD, 1953).

. L'appareil à membrane de cellophane pour les pressions de 2 à 16 bars (RICHARDS, 1947).

- La méthode d'hygroscopicité ou d'équilibre de tensions de vapeur d'eau pour des tensions supérieures à 16 bars.

* g = accélération de la pesanteur

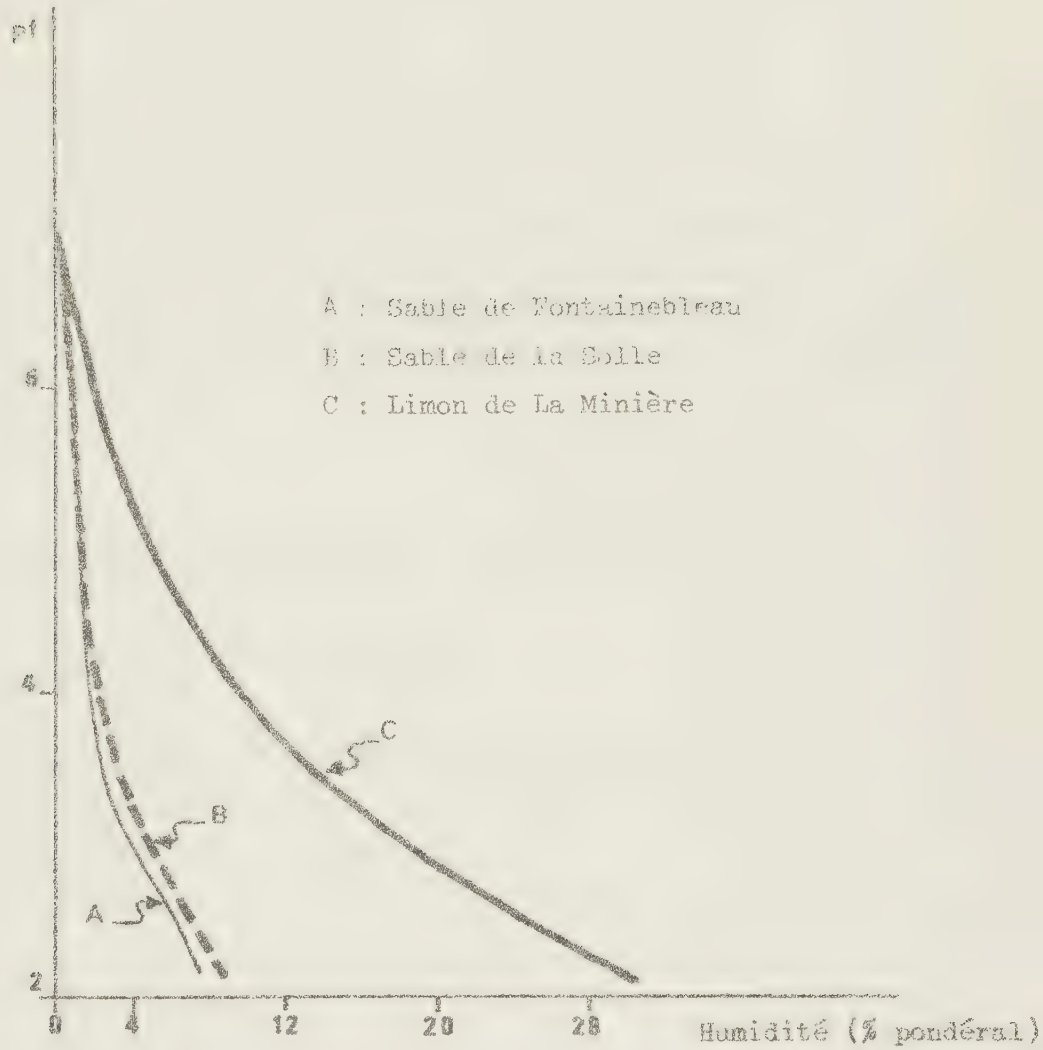


Figure 8 - Courbes pF-Humidité des terres de culture

E - Point de flétrissement permanent (Tableau 2)

On détermine généralement le point de flétrissement permanent (16 atmosphères - pF 4,2) à la presse à membrane de RICHARDS (1947). Nous avons préféré cependant la méthode biologique, utilisant de jeunes cultures de blé et de tournesol, plus conforme à la définition de BRIGGS et SHANTZ (1912) et qui nous a paru aussi mieux convenir pour les expériences réalisées ici.

F - Evaluation de l'humidité utile (Tableau 2)

Les techniques d'approche de la capacité de rétention et du point de flétrissement permanent ont donné des valeurs très homogènes sur les types de sol étudiés. Aussi nous avons pu évaluer l'humidité utile comme étant simplement la différence entre les valeurs mesurées de ces 2 caractéristiques.

VII - AUTRES TECHNIQUES EXPERIMENTALES

A - Mesure de surface foliaire

L'estimation de la surface foliaire est particulièrement délicate dans notre étude car, au moment opportun pour la mesure, les feuilles sont complètement déformées par la sécheresse.

Nous avons testé sur plusieurs centaines de feuilles le rapport $\frac{\text{surface foliaire}}{\text{Poids sec de feuille}}$ qui s'est révélé constant pour une même plante à un âge donné, mais varie avec l'espèce et l'âge (Tableau 5a).

A partir du poids sec de feuilles obtenu en fin de traitement il est donc possible d'évaluer la surface foliaire totale.

Nous avons aussi déterminé le rapport de la surface foliaire au produit des dimensions linéaires des feuilles (longueur et largeur maximale). Ce rapport s'est révélé constant pour une même plante au même âge et dans les mêmes conditions de culture (Tableau 5b).

Les deux méthodes employées ont donné des résultats tout à fait comparables.

Tableaux 5 - a) Estimation de surface foliaire (S.F.) à partir du poids sec de feuille (P) : coefficient d'étalonnage K_1 (mg. cm^2)

$$S.F. = \frac{P}{K_1}$$

b) Estimation de surface foliaire du blé à partir des dimensions linéaires (longueur L, largeur l) = Coefficient d'étalonnage K_2

$$S.F. = K_2.L.l$$

	BLE	MOUTARDE		
21 et 42 jours	63 jours	21 et 42 jours	63 jours sur sable	63 jours sur limon
3,1 ± 0,2	3,6 ± 0,2	2,4 ± 0,2	2,8 ± 0,2	3,0 ± 0,2

Age / Conditions	21 jours	42 jours	63 jours
50 % HR limon ou sable	0,61 ± 0,04	0,65 ± 0,05	0,66 ± 0,05
70 % HR limon ou sable	0,68 ± 0,05	0,74 ± 0,06	0,73 ± 0,06
60 % HR limon	0,66 ± 0,04	0,71 ± 0,05	0,70 ± 0,05
60 % HR sable	0,63 ± 0,04	0,67 ± 0,05	0,67 ± 0,05

B - Mesure de longueur radiculaire

Il n'existe pas actuellement à notre connaissance de technique sûre d'approche de la longueur totale des racines d'une plante.

Nous avons donc simplement mesuré les racines sous l'eau après les avoir soigneusement lavées.

RESULTATS

I - MORPHOLOGIE COMPAREE DES PLANTES EN RELATION AVEC LE SOL, LA DEMANDE EVAPORATIVE ET LE STADE DE DEVELOPPEMENT.

Avant d'entreprendre cette étude sur la Réserve Facilement Utilisable, il nous a semblé utile d'analyser l'évolution relative des organes végétaux activement impliqués, c'est-à-dire la masse radiculaire et la surface foliaire, en relation avec les conditions de milieu.

A - SURFACE FOLIAIRE

Les tableaux 6a et 6b traduisent l'évolution relative au cours du temps de la surface foliaire de blé et de moutarde en fonction de la demande évaporative et de la nature du sol. Les mesures qui sont à l'origine de l'élaboration de ces tableaux n'ont porté que sur des feuilles vertes photosynthétisantes.

Les plantes cultivées en atmosphère sèche (50 % d'humidité relative) ont un développement foliaire plus faible que les plantes cultivées en conditions plus humides (70 %); la réduction foliaire marque la moutarde plus que le blé.

Le limon semble mieux convenir aux deux espèces que le sable de la Solle.

Les effets relatifs de la sécheresse atmosphérique ou de la texture du sol sur le développement foliaire n'apparaissent pas dans les stades jeunes des plantes (21 jours). La différenciation devient visible à un âge plus avancé.

Il semble aussi qu'à partir de 42 jours les effets respectifs de l'humidité relative et de la nature du sol sur la surface foliaire totale se stabilisent, excepté le cas du blé cultivé en atmosphère sèche où l'on observe un rapport $\frac{\text{surface foliaire sur limon}}{\text{surface foliaire sur sable}}$ significativement plus élevé à 63 jours qu'à 42 jours.

Tableaux 6- Evolution relative au cours du temps de la surface foliaire de blé et de moutarde (S.F.) en fonction

a) de la demande évaporative (70 % et 50 % HR)

b) de la nature du sol (sable et limon)

(a)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{S.F. 70 \% (3,5 mm J}^{-1}\text{ Piche)}}{\text{S.F. 50 \% (7,5 mm J}^{-1}\text{ Piche)}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé sur limon ou sable	1,20 ± 0,07	1,50 ± 0,08	1,39 ± 0,07
Moutarde sur limon ou sable	1,20 ± 0,06	1,80 ± 0,08	1,80 ± 0,07

(b)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{S.F. limon}}{\text{S.F. sable}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé en atmosphère à 70 % HR	1,20 ± 0,04	1,29 ± 0,06	1,33 ± 0,06
Blé en atmosphère à 50 % HR	1 ± 0,04	1,25 ± 0,05	1,38 ± 0,05
Moutarde en atm. à 70 % HR	1 ± 0,04	1,52 ± 0,05	1,60 ± 0,06
Moutarde en atm. à 50 % HR	1 ± 0,05	1,49 ± 0,07	1,57 ± 0,06

B - POIDS SEC ET LONGUEUR DE RACINES

Le tableau 7a montre que le blé comme la moutarde développent une moins grande masse de racines en atmosphère sèche qu'en atmosphère humide. De même les plantes cultivées sur limon ont un plus grand développement radiculaire que sur sable, et la différence semble augmenter avec l'âge mais pas de manière significative entre 42 jours et 63 jours.

Toutefois, si la masse radiculaire est plus faible sur sable ou en conditions atmosphériques sèches, les racines sont par contre plus longues (tableaux 8a et 8b).

C - RAPPORT SURFACE FOLIAIRE / POIDS SEC DE RACINES

Les tableaux 9a et 9b montrant l'évolution du rapport $\frac{\text{Feuilles}}{\text{Racines}}$ de blé et de moutarde à 50 % et 70 % d'humidité relative de l'air, mettent en évidence deux faits essentiels :

- La masse des racines augmente plus vite que la surface foliaire active; cet effet est encore accenté par la sécheresse atmosphérique, notamment pour les plantes cultivées sur limon.

- En conditions humides (70 %) le développement relatif des racines (par rapport aux feuilles) est identique sur sable et limon; en atmosphère sèche (50 %) il est plus grand sur sable, et dans tous les cas supérieur à ce qui est observé à 70 % HR pour unr même espèce.

Tableaux 7 - Evolution relative de la masse radiculaire (m.r.) de blé et de moutarde en fonction

a) de la demande évaporative (70 % et 50 % HR)

b) de la nature du sol (limon et sable)

a)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{m.r. 3,5 mm J}^{-1}\text{ Piche (70 \% HR)}}{\text{m.r. 7,5 mm J}^{-1}\text{ Piche (50 \% HR)}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé sur sable ou limon	1,10 ± 0,05	1,39 ± 0,06	1,30 ± 0,05
Moutarde sur sable ou limon	1,09 ± 0,05	1,52 ± 0,07	1,50 ± 0,06

b)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{m.r. limon}}{\text{m.r. sable}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé en atmosphère à 50 % ou 70 % HR	1 ± 0,06	1,13 ± 0,06	1,19 ± 0,05
Moutarde à 70 % HR	1 ± 0,05	1,20 ± 0,05	1,25 ± 0,05
Moutarde à 50 % HR	1 ± 0,05	1,15 ± 0,05	1,18 ± 0,05

Tableaux 8 - Evolution relative de la longueur des racines de blé et de moutarde (l.r.) en fonction

a) de la demande évaporative (70 % et 50 % HR)

b) de la nature du sol (limon et sable)

(a)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{l.r. 70 \%}}{\text{l.r. 50 \%}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé sur sable ou limon	0,95 ± 0,05	0,83 ± 0,04	0,85 ± 0,04
Moutarde sur sable ou limon	0,94 ± 0,05	0,80 ± 0,04	0,80 ± 0,04

(b)

CULTURE	Rapport $\frac{\text{l.r. limon}}{\text{l.r. sable}}$		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé en atmosphère à 50 ou 70 % HR	0,83 ± 0,04	0,64 ± 0,03	0,51 ± 0,03
Moutarde en atmosphère à 50 ou 70 % HR	0,86 ± 0,04	0,70 ± 0,03	0,58 ± 0,03

Tableaux 9 - Evolution du rapport $\frac{\text{surface de feuilles}}{\text{masse de racines}}$ ($\frac{SF}{m.r}$)

de blé et de moutarde

a) en atmosphère à 70 % d'humidité relative

b) en atmosphère à 50 % d'humidité relative

(a)

CULTURE	Rapport $\frac{S.F.}{m.r.}$ ($Cm^2\ mg^{-1}$) en atmosphère à 70 % HR		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé sur sable ou limon	0,25 ± 0,02	0,22 ± 0,02	0,18 ± 0,01
Moutarde sur sable ou limon	0,70 ± 0,05	0,65 ± 0,05	0,53 ± 0,04

(b)

CULTURE	Rapport $\frac{S.F.}{m.r.}$ ($Cm^2\ mg^{-1}$) en atmosphère à 50 % HR		
	21 jours	42 jours	63 jours
Blé sur limon	0,18 ± 0,02	0,13 ± 0,01	0,09 ± 0,01
Blé sur sable	0,15 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,10 ± 0,01
Moutarde sur limon	0,45 ± 0,03	0,39 ± 0,03	0,26 ± 0,02
Moutarde sur sable	0,39 ± 0,03	0,40 ± 0,03	0,26 ± 0,02

En conclusion il apparaît que la morphologie des feuilles et des racines de la moutarde et du blé varie, dans ces expériences, avec la texture du sol, la demande évaporative et l'âge de la plante : le rapport $\frac{\text{surface foliaire}}{\text{masse de racines}}$ fort sur limon, en atmosphère humide ou chez la plante jeune, diminue au cours de la croissance ou en atmosphère sèche.

II - EFFETS DE DIFFERENTS FACTEURS EXTERNES ET INTERNES SUR L'EPUISEMENT DE LA RESERVE EN EAU FACILEMENT UTILISABLE DU SOL.*

A - EVOLUTION DE LA TRANSPIRATION AU COURS D'UN CYCLE DE DESSECHEMENT.

Nous avons analysé l'influence du sol, de la demande évaporative, du type de système radiculaire et de l'état de développement de 2 espèces différentes, le blé et la moutarde blanche, sur la disponibilité de l'humidité édaphique. Au cours d'un cycle complet de dessèchement le courant transpiratoire journalier a été mesuré et mis en relation avec l'humidité moyenne du sol.

L'installation progressive de la sécheresse dans le sol se traduit sur la transpiration par une évolution en 3 phases successives (fig. 9) :

- une phase ascendante linéaire (A) située à un niveau d'humidité toujours supérieur à la capacité de rétention.

- une phase stationnaire (B) qui correspond au régime maximal de la transpiration.

- une phase descendante (C) ou phase de carence.

Nous appellerons les humidités limitantes de la phase B les points critiques maximal et minimal de l'Humidité Facilement Utilisable (Hc max, Hc min).

1) Influence du sol

La nature du sol intervient pour modifier les valeurs d'humidité critiques maximal et minimal (tableau 10a - voir aussi fig. 10).

* Les graphes représentatifs de la moyenne de 10 à 20 courbes expérimentales ne portent pas de points expérimentaux mais l'amplitude de la dispersion (+).

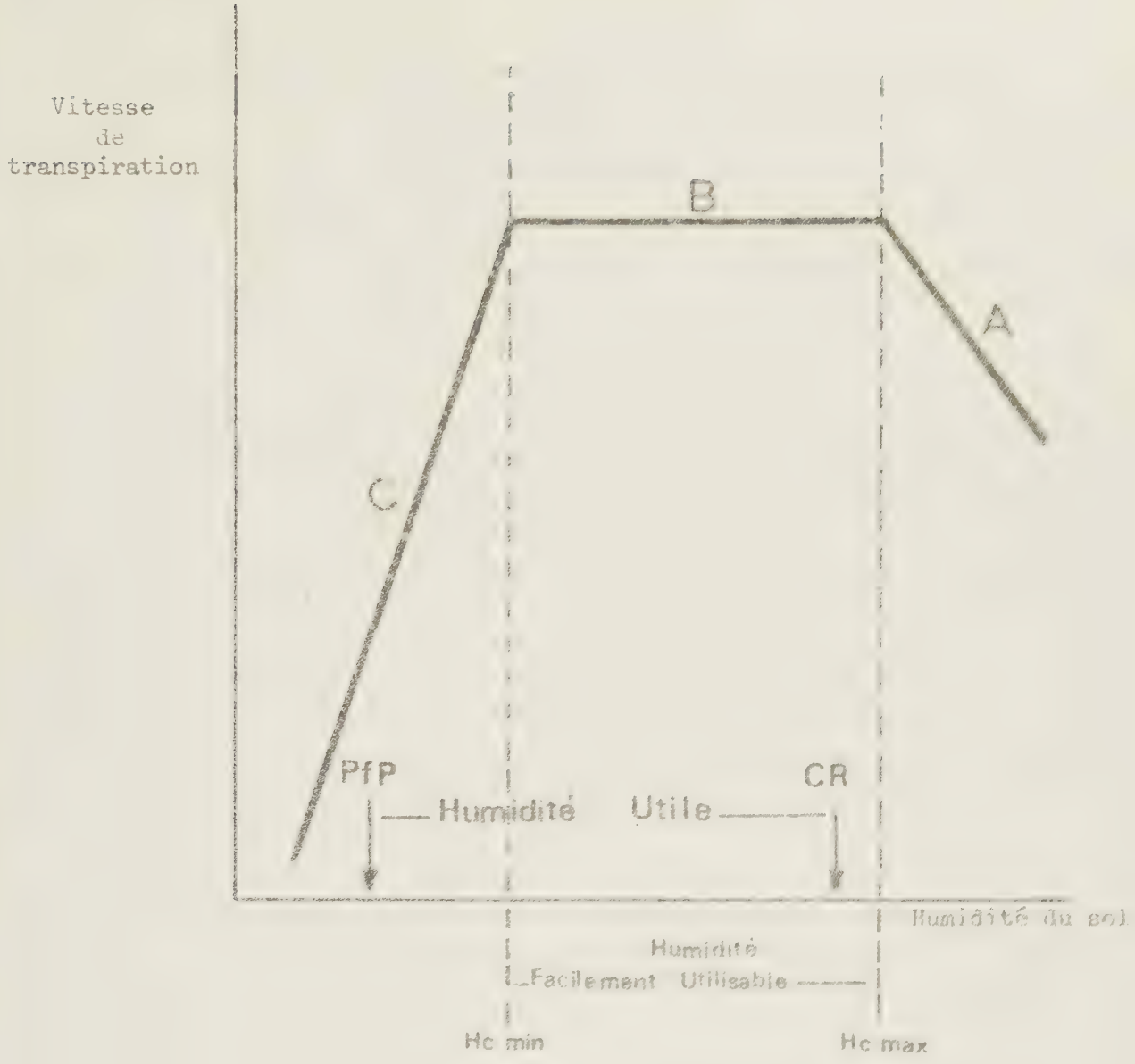


Figure 9 - Schéma d'évolution de la transpiration végétale en fonction de l'humidité édaphique.

Tableau 10 - a) Relation entre les gammes d'humidité utile et d'humidité facilement utilisable pour 3 types de sol (moutarde de 42 jours en atmosphère à 70 % HR)

b) Densité radiculaire de blé et de moutarde de 42 jours cultivés sur limon en atmosphère à 70 % HR : différents modes d'expression.

a)

Sol	Caractéristiques hydriques			limites de HFU		
	CR	PfP	gamme de HU	Hc max	Hc min	gamme de HFU
Sable de Chanfroy	5 %	1,8 %	3,2 %	11,8 %	5,2 %	6,6 %
Sable de la Solle	5,8 %	1,8 %	4 %	12,2 %	5,1 %	7,1 %
Limon de la Minière	20 %	7 %	13 %	25 %	13,5 %	11,5 %

b)

ESPECE	Mode d'expression de la densité radiculaire		
	cm/cm^3	mg/cm^3	cm^2/cm^3
Blé	$1,6 \pm 0,2$	$0,34 \pm 0,03$	$0,21 \pm 0,03$
Moutarde	$1,0 \pm 0,1$	$0,92 \pm 0,08$	$0,20 \pm 0,03$

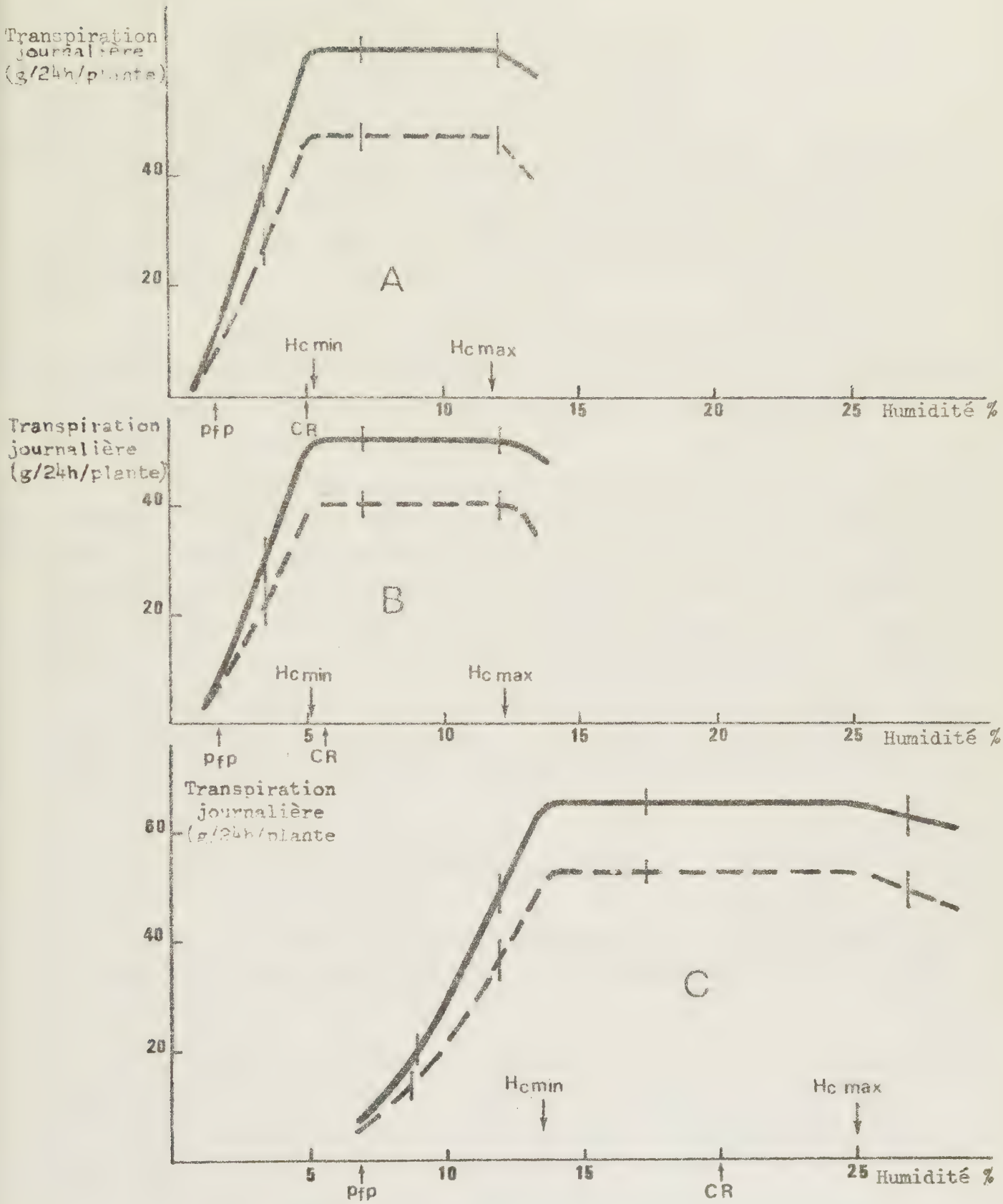


Figure 10 - Evolution de la transpiration de blé et de moutarde en fonction de l'humidité du sol (sable de Chanfroy A; sable de la Solle B; limon de La Minière C) au cours d'un cycle de dessèchement. Humidité relative 50 %

——— blé de 42 jours

— — — moutarde de 42 jours

L'humidité facilement utilisable (HFU) des sols étudiés couvre une gamme plus large que l'humidité utile et se localise dans des humidités plus élevées, surtout dans les sols sableux. Dans le limon, HFU couvre 50 % de HU; cette valeur se réduit à 15 % sur sable de la Solle; le sable de Chanfroy n'a pas d'humidité facilement utilisable couvrant l'humidité utile, ou du moins le dessèchement est si rapide qu'on ne peut apprécier HFU à l'intérieur de HU. Une relation paraît exister entre l'humidité facilement utilisable et la texture du sol, comme c'est le cas pour l'humidité utile.

Au-delà de la capacité au champ, la phase ascendante de la transpiration peut être attribuée en partie à une meilleure absorption radiculaire liée à une aération progressivement plus élevée (substitution de l'air à l'eau qui occupait les macropores).

Le point critique minimal de HFU représente l'humidité à laquelle les forces de liaisons de l'eau aux particules du sol atteignent la valeur critique limitant la mobilité de l'eau dans le sol; la conductivité hydraulique devenue très faible au voisinage de la racine ne permet plus l'alimentation régulière en eau de celle-ci. Les forces spécifiques capillaires et d'adhésion plus grandes dans les sols à texture fine, en raison de l'importance relative des micropores et surtout de la surface spécifique de la phase solide (surface totale des particules solides par unité de volume de sol), explique non seulement les aptitudes générales de ces sols à retenir de l'eau, mais aussi les valeurs plus élevées de Hc min.

2) Influence de la demande évaporative

L'influence de la demande évaporative sur le régime transpiratoire est perçue différemment suivant les conditions atmosphériques antérieures subies par la culture.

- La moutarde de 63 jours cultivée sur limon et soumise au dessèchement dans les mêmes conditions d'ETP que celles de la croissance, manifeste une intensité transpiratoire d'autant plus élevée que la demande évaporative est faible (fig. 11 A, B, C). Le blé a un comportement similaire (fig. 12 A, B, C).

Cette constatation s'explique par le fait que la demande évaporative influence de façon importante la croissance et le développement des plantes (Chapitre I), les faibles niveaux d'ETP utilisés étant plus favorables

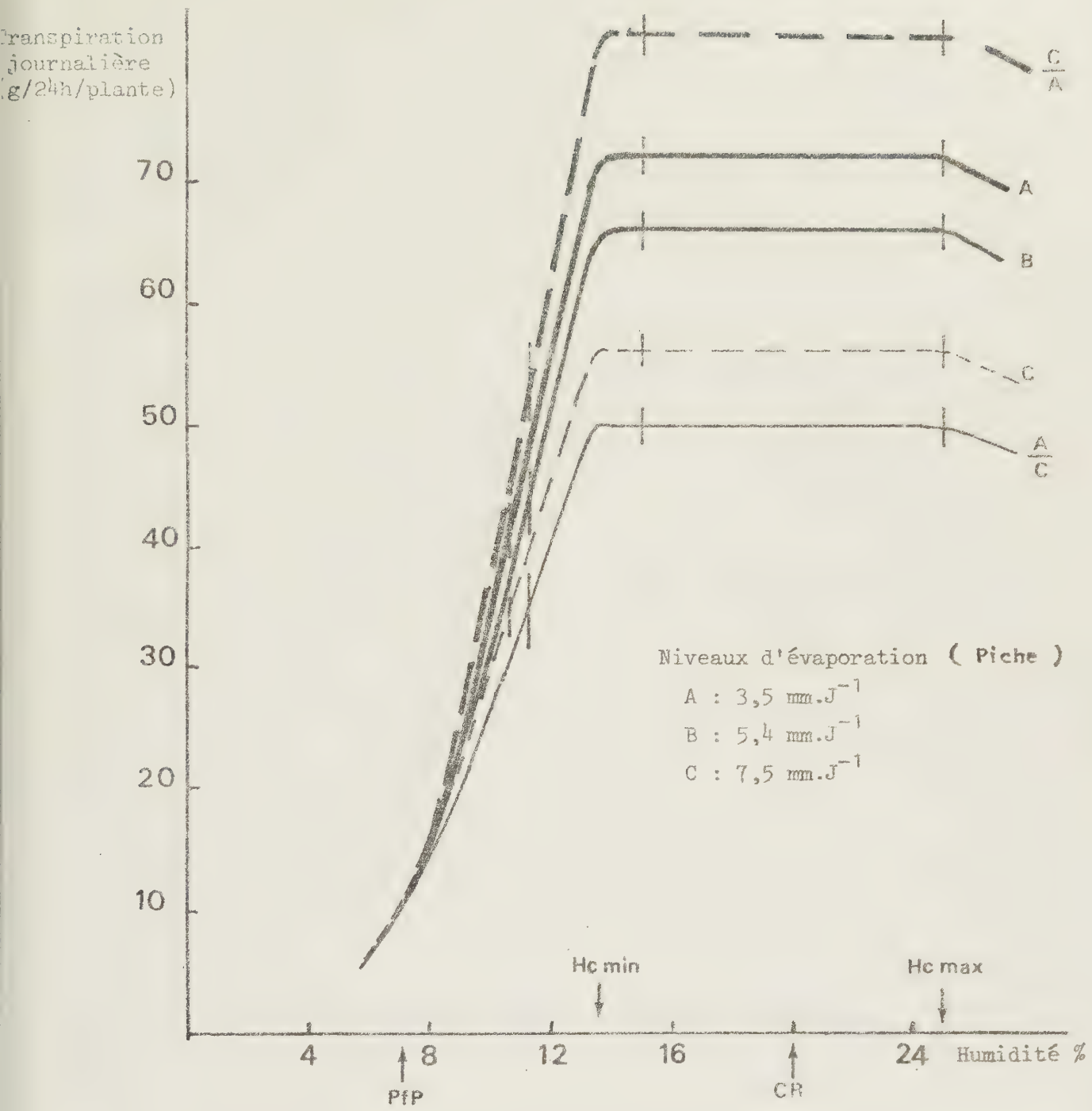


Figure 11 - Evolution de la transpiration journalière de la moutarde de 63 jours en fonction de l'humidité du sol (limon de La Minière), au cours d'un cycle de dessèchement : influence de la demande évaporative.

Les plantes sont soit cultivées et traitées à 3,5 $mm.J^{-1}$ (A), 5,4 $mm.J^{-1}$ (B) et 7,5 $mm.J^{-1}$ (C), soit cultivées dans une condition (le dénominateur) et traitées dans l'autre (le numérateur).

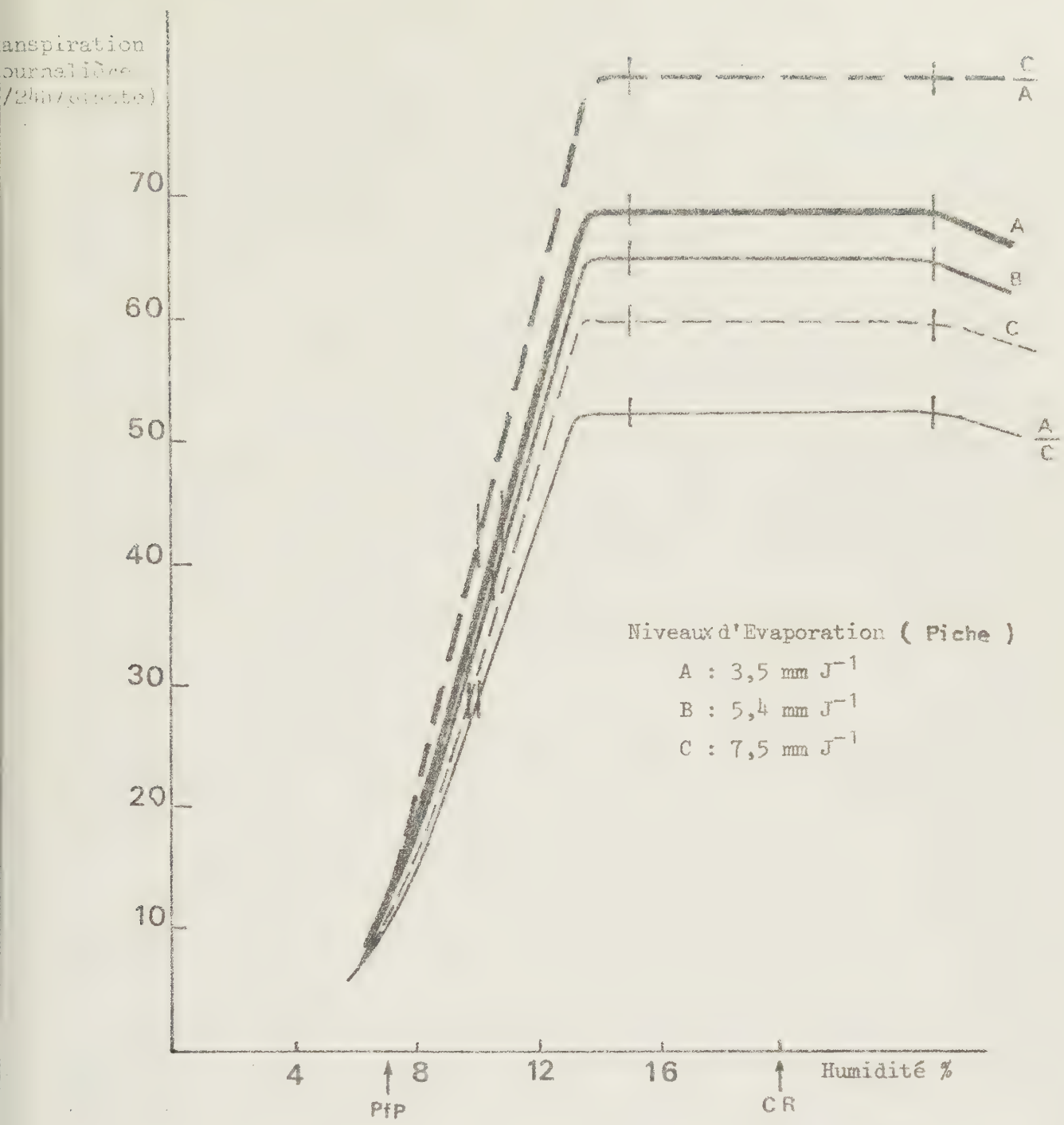


Figure 12 - Evolution de la transpiration journalière de blé de 63 jours en fonction de l'humidité du sol (limon de La Minière) au cours d'un cycle de dessèchement : influence de la demande évaporative.

Les plantes sont soit cultivées et traitées à 3,5 mm.J^{-1} (A), 5,4 mm.J^{-1} (B) et 7,5 mm J^{-1} (C), soit cultivées dans une condition (le dénominateur) et traitées dans l'autre (le numérateur).

au développement de la surface foliaire et de la masse radiculaire totale; aussi il serait difficile de discerner, en conditions naturelles, les effets de la demande évaporative de ceux des caractéristiques morphologiques de la plante sur le mode d'utilisation de l'humidité édaphique.

- Le changement de conditions entre la période de culture et celle de dessèchement fait mieux apparaître l'influence de l'ETP sur la transpiration (fig. 11 et 12 $\frac{A}{C}$, $\frac{C}{A}$). Cependant les limites de l'humidité facilement utilisable ne semblent pas varier avec le changement de demande évaporative. Hc max et Hc min sur limon se situent respectivement à 25 % et 13,5 %. Toutefois Hc max, défini sur des plantes cultivées à 3,5 mm J^{-1} d'évaporation (Piche) et soumises à 7,5 mm J^{-1}, a une légère tendance à la hausse.

Les délais d'apparition de la chute transpiratoire après le début du cycle de dessèchement se présentent comme suit :

E. Piche (mm J-1) / Plante	3,5	5,4	7,5	$\frac{3,5}{7,5}$	$\frac{7,5}{3,5}$
Moutarde de 63 jours	5,4 J	4,6 J	4,2 J	3,7 J	6,2 J
Blé de 63 jours	5,1 J	4,7 J	4,4 J	3,9 J	5,9 J

Le point critique minimal de l'humidité facilement utilisable est atteint dans les pots de culture au bout de 3,7 à 6,2 jours suivant le niveau de transpiration, période pendant laquelle la masse totale d'eau consommée est pratiquement la même pour toutes les cultures (300 à 310 g).

Ces observations apparaissent en contradiction avec les idées établies à la suite des travaux de HALLAIRE (1960, 1961) et de DENMEAD et SHAW

(1962), essentiellement au niveau de la limite inférieure de HFU. On pourrait expliquer la différence avec ces résultats par le fait que les variations de la transpiration, imputables à la demande évaporative, sont relativement faibles dans notre étude (de l'ordre de 15 %).

3) Influence du stade phénologique de la plante (fig. 13)

Des plantes (blé et moutarde) cultivées sur limon dans des conditions d'évaporation de 5,4 mm J^{-1} sont conduites à différents âges auxquels elles subissent le cycle de dessèchement.

L'effet dépressif des fortes humidités se dissipe à une humidité plus faible sur les plantes jeunes que sur les plantes âgées. Au cours du vieillissement le courant transpiratoire augmente, ce qui active le dessèchement du sol et permet d'atteindre plus rapidement un niveau d'aération plus favorable à la croissance et à l'absorption radiculaire.

Dans le cas de la moutarde, VARTANIAN (1967) a montré que l'optimum de croissance en longueur du pivot se situait toujours, quel que soit le niveau de demande évaporative, à des humidités du sol inférieures à la capacité au champ. Il semblerait qu'un certain rapport eau/air dans les micropores soit favorable à la croissance radiculaire.

La chute transpiratoire intervient à un même niveau d'humidité du sol pour tous les traitements sauf deux : blé de 15 jours et moutarde de 97 jours. Dans les deux cas la chute de transpiration s'est produite plus tôt, c'est-à-dire à une humidité supérieure à celle à laquelle les effets de la carence hydrique apparaissent dans le cas général.

Si dans ces conditions expérimentales, l'humidité du sol est exploitée d'une manière homogène dans tout le pot de culture comme nous l'avons déjà montré (AHO, 1973), tel ne semble plus être le cas pour le blé de 15 jours sur limon. L'analyse de la distribution radiculaire en fin de cycle de dessèchement a révélé l'accumulation des racines dans les 5 ou 6 premiers centimètres de limon. Quelques rares racines courant le long de la paroi des pots sont parvenues au fond. Dans ces conditions, il semble évident que l'eau des couches profondes du sol est mal exploitée et que ces couches profondes sont constamment à une humidité plus élevée que les couches superficielles. Aussi les grandeurs

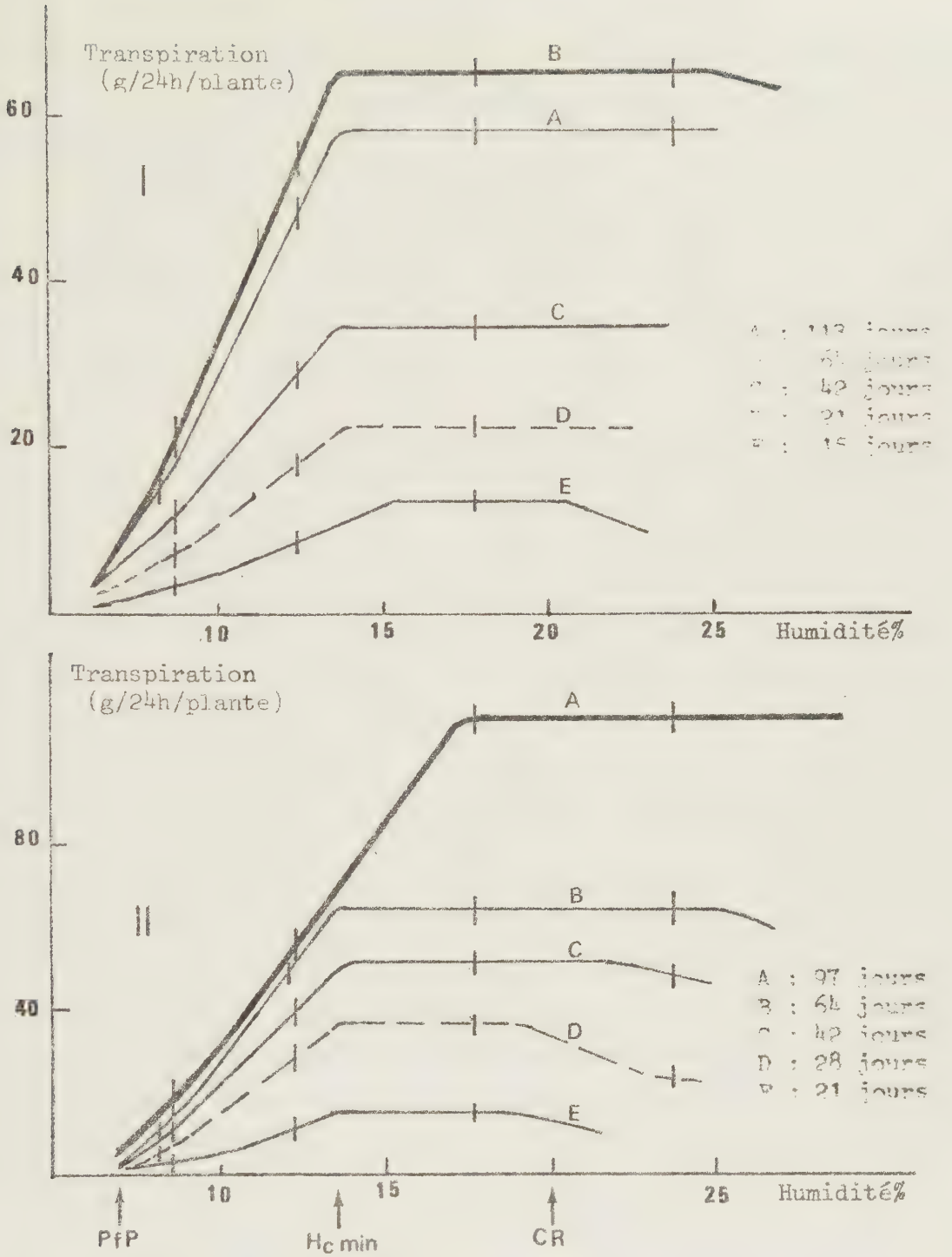


Fig. I3 _ Evolution de la transpiration journalière en fonction de l'humidité du sol (limon de la Minière) : influence de l'âge de la plante

I : Blé

II : Moutarde

Evaporation : 5,4 mm J^{-1}

que nous calculons à la suite des pesées et que nous appelons humidités moyennes du sol en pot sont, ici, supérieures à l'humidité moyenne réelle dans la zone radiculaire (fig. 14 A, B).

Au moment de la chute transpiratoire diurne, l'humidité des couches profondes du sol est encore suffisante pour permettre l'hydratation des couches supérieures par diffusion. Le phénomène se poursuivant durant toute la phase de carence hydrique, la chute transpiratoire est moins brutale que dans le cas des plantes plus âgées : la pente de la courbe de dépression transpiratoire est plus faible.

La moutarde de 97 jours sur limon a un très grand développement foliaire. La masse et la longueur des racines sont en proportion mais les racines se trouvent concentrées dans un volume de terre petit par rapport à leur extension réelle. La densité radiculaire, de 3,7 cm de racines par cm^3 de terre, est très supérieure à ce qu'on observe habituellement dans la nature. Dans ces conditions, un niveau de sécheresse relativement faible de la matrice du sol, associé à un fort courant transpiratoire (110 g d'eau par jour) ou une forte vitesse de dessèchement du sol (10 % par jour) est capable d'entretenir un potentiel très bas à l'interface sol-racines, ce qui réduirait le gradient de potentiel hydrique entre la périphérie des racines et le xylème et compromettrait l'absorption et la transpiration. Même si la baisse du régime transpiratoire déterminait la diminution de la vitesse de dessèchement du sol et la remontée du potentiel de l'eau à l'interface sol-racines, la plante ne pourrait pas retrouver le régime d'absorption nécessaire au recouvrement du courant transpiratoire maximal en raison du débit limite d'absorption imposé au niveau des racines par la carence hydrique. Aussi, la chute du courant transpiratoire est définitive et le niveau minimum est très vite atteint.

4) Conclusion

L'humidité facilement utilisable varie en fonction des caractéristiques édaphologiques et hydriques du sol; HFU ne recouvre qu'en partie l'humidité utile. Elle s'étend toujours dans une gamme d'humidité plus élevée. Le phénomène est d'autant plus marqué que la texture du sol est plus grossière. A la limite (cas du sable de Chanfroy) il n'y a plus aucune coïncidence entre

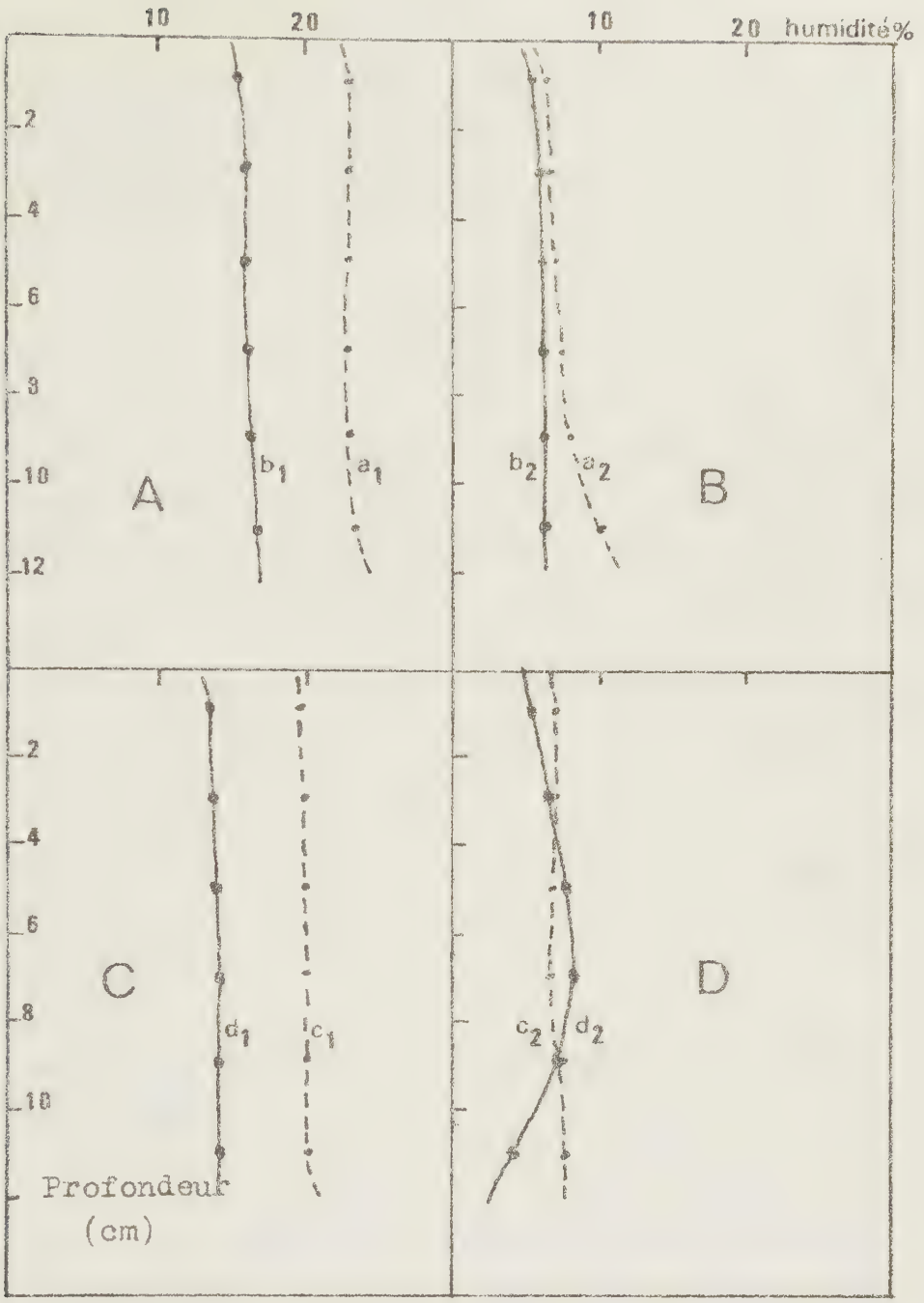


Fig. 14 - Profil hydrique de la terre (limon) des pots de culture :

A : Pots de blé de 15 jours (a_1) et 42 jours (b_1) après 48h de privation d'eau.

B : Pots de blé de 15 jours (a_2) et 42 jours (b_2) à la fin du cycle de dessèchement.

C : Pots de moutarde de 45 jours (c_1) et 97 jours (d_1) après 48h de privation d'eau.

D : Pots de moutarde de 45 jours (c_2) et 97 jours (d_2) à la fin du cycle de dessèchement.

Evaporation : 5,4 mm J^{-1}

HU et HFU, HFU étant localisée dans une marge d'humidité plus élevée.

La variation du simple au double de pouvoir évaporant de l'air imposée aux plantes ne s'est repercutée que dans une faible mesure sur la transpiration (variation de 15 %);elle n'a pas modifié sensiblement les limites de HFU.

La moutarde paraît plus sensible à la dépression des fortes humidités que le blé; mais le point critique minimal de HFU est atteint à la même humidité sur moutarde et sur blé. Aussi, dans nos expériences le type de système radiculaire ne semble pas influencer la limite inférieure de HFU, et cette observation peut être justifiée par la similitude des surfaces radiculaires spécifiques de la moutarde et du blé (Tableau 10b).

La croissance et le développement des plantes contribuent à augmenter le régime de transpiration dans des proportions de 1 à 5; ils s'accompagnent d'une élevation du point critique maximal de HFU mais n'ont pas d'effet sur Hc min, sauf dans des conditions particulières où le concept d'humidité moyenne du sol n'est pas valable.

Il semblerait donc que le développement équilibré des organes aériens et souterrains du blé ou de la moutarde permet à la plante d'exploiter l'humidité disponible du sol jusqu'au même seuil critique, quel que soit le stade phénologique considéré.

B - VARIATIONS JOURNALIERES DE LA TRANSPIRATION AU COURS D'UN CYCLE DE DESSECHEMENT

La constance du point critique de l'humidité facilement utilisable du sol apparait en contradiction avec les résultats classiques. Aussi nous avons estimé intéressant d'analyser de près les modalités d'apparition et de développement de la phase de carence du régime transpiratoire. Pour cela nous avons étudié pendant les derniers jours de dessèchement, et systématiquement sur toute la photopériode de 16 heures, l'évolution horaire de la transpiration.

La phase transpiratoire optimale de la moutarde de 42 jours sur limon est très stable (Fig. 15a); il en est de même sur sable (Fig. 16b). Cela pourraît s'expliquer par la constance des conditions atmosphériques.

Sur sable, les premiéres variations apparaissent dès la fin de la première journée d'analyse; sur limon elles interviennent aux premières heures

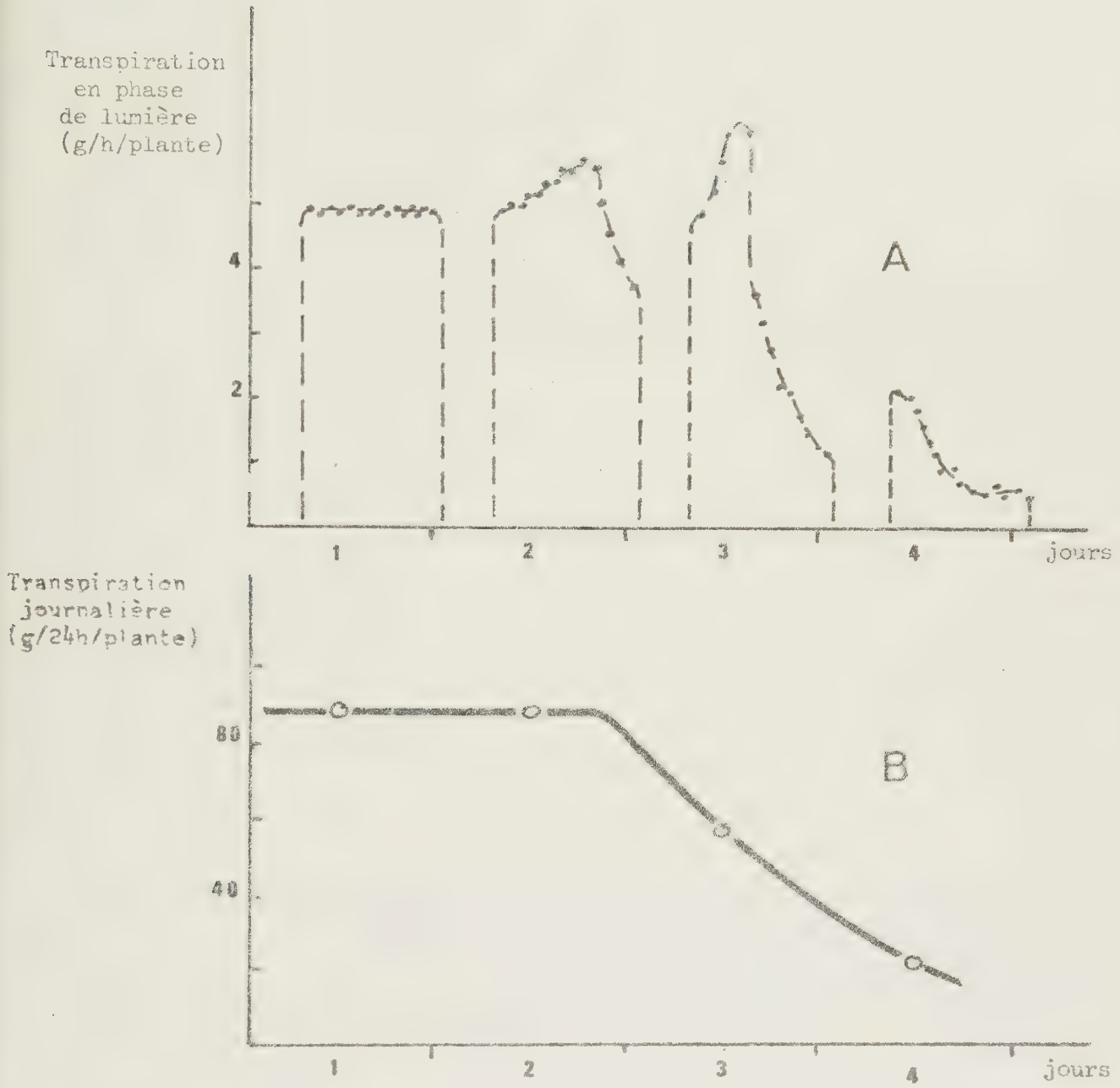


Figure 15 - Evolution de la transpiration diurne de moutarde de 42 jours sur limon au cours d'un cycle de dessèchement. HR 70 %.

A : mesures horaires pendant toute la photopériode

B : mesures journalières

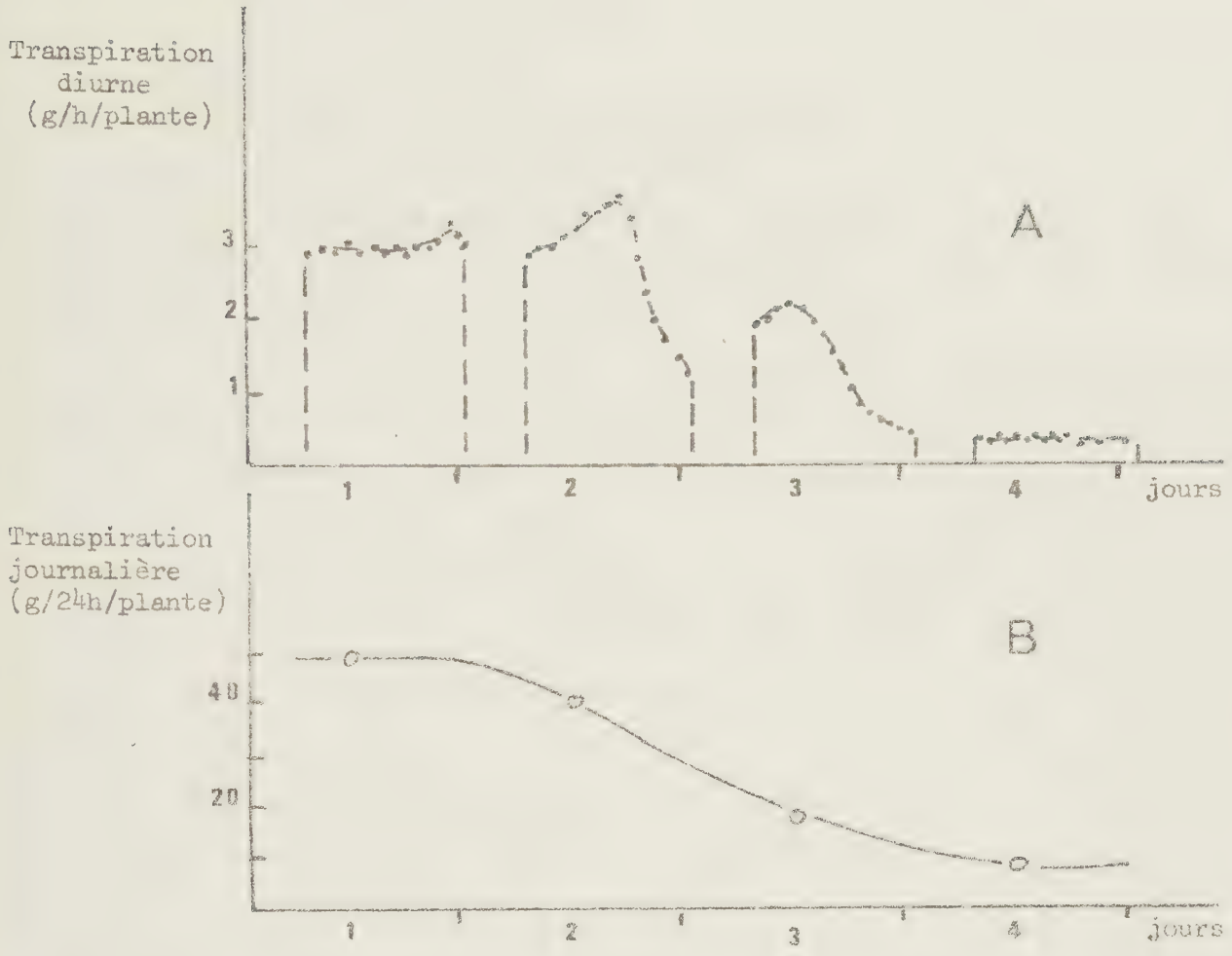


Figure 16 - Evolution de la transpiration diurne de moutarde de 42 jours sur sable de la Solle au cours d'un cycle de dessèchement. HR 70 %

A : mesures horaires pendant toute la photopériode

B : mesures journalières

de la 2ème journée. Ces variations consistent en une augmentation de l'intensité transpiratoire qui passe de 4,9 à 5,7 g/h en 11 heures sur limon, et de 2,9 à 3,6 g/h en 8 heures sur sable de la Solle. L'apparition d'un léger déficit hydrique dans le sol et dans la plante, responsable d'une meilleure ouverture stomatique, pourrait peut-être expliquer ce phénomène.

Ce régime croissant de la transpiration est temporaire; il est suivi d'une phase décroissante rapide qui réduit la transpiration aux 2/3 du niveau stationnaire en 4 heures sur limon et sur sable.

Le 3e jour d'analyse, la transpiration commence sur limon au même niveau que le premier jour, mais croît vite pour dépasser le niveau maximal de la veille en 3 heures; elle chute très rapidement avant la mi-journée.

La même oscillation reprend le lendemain avec une amplitude plus faible.

Sur sable les mêmes observations sont faites le 3e jour, mais la transpiration cuticulaire a subsisté seule le 4e jour.

Les mesures de température foliaire que nous avons faites parallèlement montrent deux faits essentiels (fig. 17 A et B; 18 A et B):

- Pendant la phase stationnaire de la transpiration la température des feuilles d'ordre 2 et 9 (à partir de la base) demeure constante et égale à 22,5°C et 22,3°C respectivement.

- L'accroissement du courant transpiratoire s'accompagne de la baisse de la température; l'abaissement de la transpiration est suivi d'une élévation de la température foliaire.

Les oscillations conduisant à la chute définitive de la transpiration sont vraisemblablement dues à la régulation stomatique consécutive au développement de la carence hydrique édaphique.

La représentation de la transpiration horaire diurne en fonction de l'humidité du sol montre que, pendant le régime de carence, la relation entre la transpiration et l' humidité du sol n'est pas évidente (fig. 17c, 18c). L'état d'hydratation de la plante et la régulation stomatique interviennent pour favoriser ou réduire les pertes d'eau indépendamment de l'état hydrique instantané du sol.

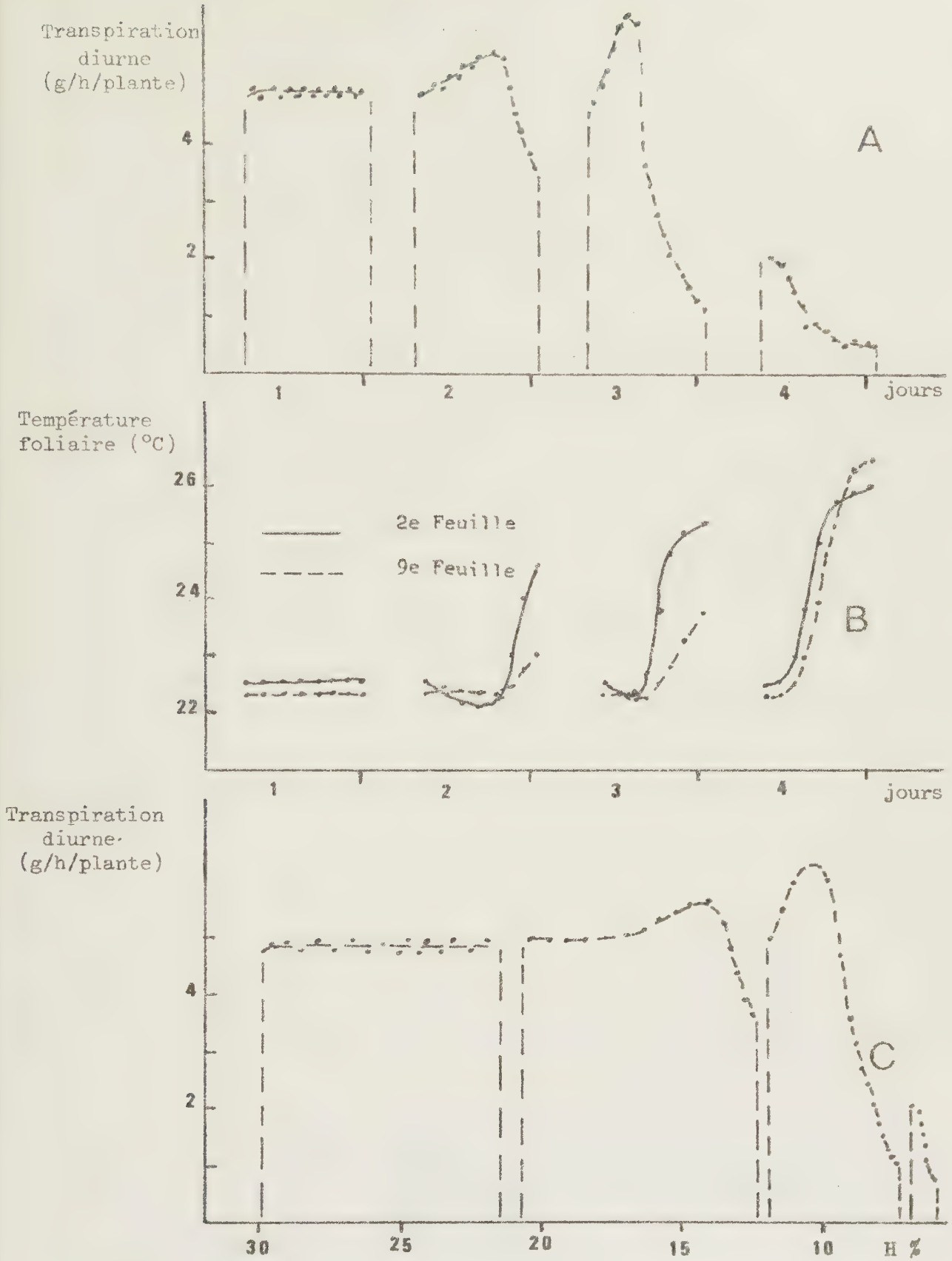


Figure 17 - Evolution de la transpiration diurne et de la température foliaire de moutarde de 42 jours en fonction du temps (A et B). Variations de la transpiration avec l'humidité du sol (limon) (C).

Humidité relative 70 %

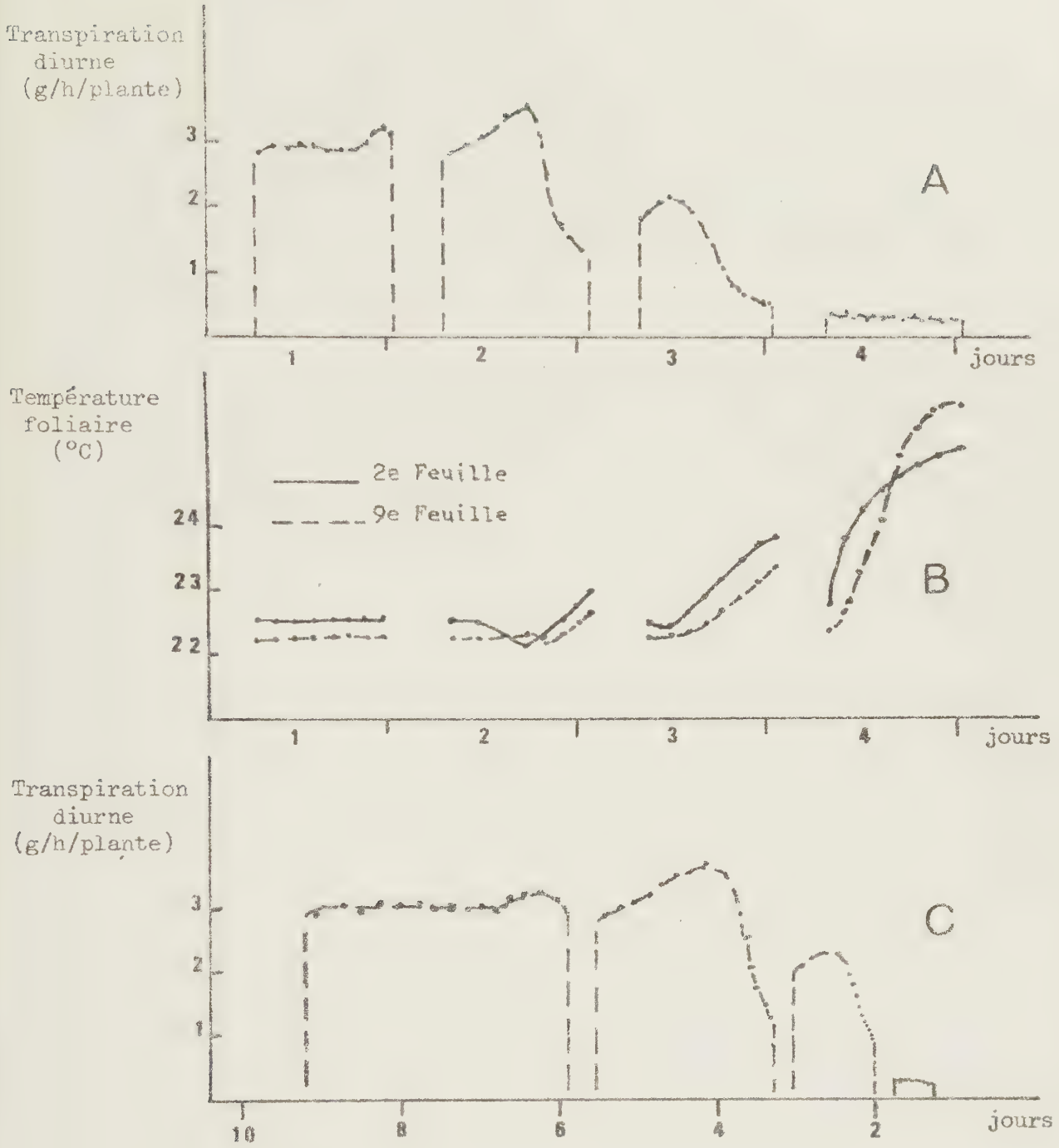


Figure 18 - Evolution de la transpiration diurne et de la température foliaire de moutarde de 42 jours en fonction du temps (A et B). Variations de la transpiration avec l'humidité du sol (sable de la Solle) (C).

Humidité relative 70 %

Le point critique minimal de HFU ne semble pas avoir la même signification suivant le type de sol. Sur limon il correspondrait aux premières manifestations de chute de la transpiration horaire (Fig. 15 A et B); sur sable ce serait plutôt l'humidité à partir de laquelle commence la première phase ascendante de transpiration imputable à la carence hydrique édaphique (Fig. 16 A et B).

Sur sable le premier jour de fluctuations transpiratoires se solde par la baisse du volume total d'eau rejeté dans la journée; tel n'est pas le cas sur limon; et cela serait probablement dû à la rapidité du dessèchement en raison de la faiblesse du contenu total d'eau dans le sable lors de l'apparition des troubles transpiratoires.

III - EVOLUTION DU POTENTIEL HYDRIQUE DANS LA PLANTE ET DANS LE SOL AU COURS DE L'EPUISEMENT DE LA RESERVE EN EAU FACILEMENT UTILISABLE DU SOL.

Etant donné que le mouvement de l'eau, dans le continuum sol- plante - atmosphère, s'accompagne du développement d'un gradient de potentiel, il apparaît indispensable de compléter l'étude quantitative et dynamique de la réserve facilement utilisable, d'une analyse énergétique.

Il s'agira d'étudier l'évolution du potentiel hydrique dans le sol et dans la plante au cours d'un cycle de dessèchement, en relation avec le régime de transpiration. L'étude portera comme précédemment (Chapitre II) sur des cultures en pots de 14cm de hauteur et visera à préciser l'effet du potentiel hydrique moyen du sol (Ψ sol) et du potentiel moyen de la plante (Ψ des feuilles d'ordre 5 et 6 à partir de la base) sur le flux transpiratoire total et la RFU. Elle sera étendue ensuite au cas d'une colonne de limon de grande profondeur où l'on ne peut plus parler de conditions hydriques moyennes mais où l'analyse du gradient de Ψ sol en relation avec la transpiration devrait permettre d'approcher le concept de RFU dans les sols profonds.

A - EVOLUTION DU POTENTIEL HYDRIQUE DANS LES FEUILLES ET DANS LE SOL AU COURS D'UN CYCLE DE DESSECHEMENT.

Les observations que nous avons faites sur des pieds de moutarde de 21 jours cultivés sur sable de la Solle en atmosphère à 70 % d'humidité relative montrent (fig. 19) qu'au niveau des feuilles 5 et 6 le potentiel hydrique est pratiquement constant, et égal à -11.8 atm,durant la phase stationnaire de la transpiration. La chute de Ψ feuille correspond à la chute de

la transpiration; elle intervient lorsque Ψsol moyen approche -1 atm. (Tableau 11). (Ψsol est évalué sur sable à partir de la courbe pF - Humidité, la technique micropsychrométrique dont nous disposions ne donnant pas de bons résultats sur sable). La chute de Ψfeuille ou de la transpiration est observée lorsque 20% de l'humidité utile sont effectivement utilisés.

Dans la dernière phase de dessèchement du sol, Ψfeuille et Ψsol semblent évoluer parallèlement, du moins jusqu'aux valeurs de -36 atm. dans la feuille et -29 atm. dans le sol.

Sur le même type de matériel, plus âgé (42 jours), et cultivé sur limon, on observe un Ψfeuille initial plus élevé (-10 atm.) mais dont l'évolution est similaire (Fig. 20). Dans ce cas, la chute s'observe encore simultanément pour Ψfeuille et la transpiration, et correspond à un taux d'utilisation de la Réserve Utile de 52,5% et à un Ψsol moyen de -2,8 atm.

L'évolution de la teneur relative en eau des feuilles au cours du cycle de dessèchement montre (Tableau 12) que le déficit hydrique, initialement plus élevé dans les feuilles de base et du sommet que celles de mi-hauteur, augmente considérablement pour toutes les feuilles en même temps que chute la transpiration.

Le tableau 11 fait apparaître l'humidité édaphique à laquelle le potentiel hydrique des feuilles 5 et 6 et la transpiration commencent à baisser comme la moyenne des humidités de fanaison de la première et de la dernière feuille. Aussi du point de vue des relations hydriques sol-plante en phase de carence, les feuilles 5 et 6 de la moutarde semblerait intégrer le comportement de la plante entière cultivée sur limon.

Ces résultats rejoingnent les observations de GONZALEZ et al. (1966), LEMEE et GONZALEZ (1965), MERIAUX (1964) et SLATYER (1967). Ils mettent en évidence l'indépendance du potentiel hydrique foliaire vis-à-vis du potentiel hydrique édaphique tant que la teneur relative en eau de la feuille est optimale, c'est-à-dire en définitive, tant que l'humidité du sol se situe dans la gamme facilement utilisable.

B - EVOLUTION DU POTENTIEL HYDRIQUE DANS UNE COLONNE DE LIMON DE GRANDE PROFONDEUR EN RELATION AVEC LA TRANSPIRATION

Dans les sols profonds la densité radiculaire et le mode d'exploitation de l'humidité varient généralement avec la profondeur d'enracinement. Aussi on ne peut pas envisager l'humidité moyenne du sol à un moment donné.

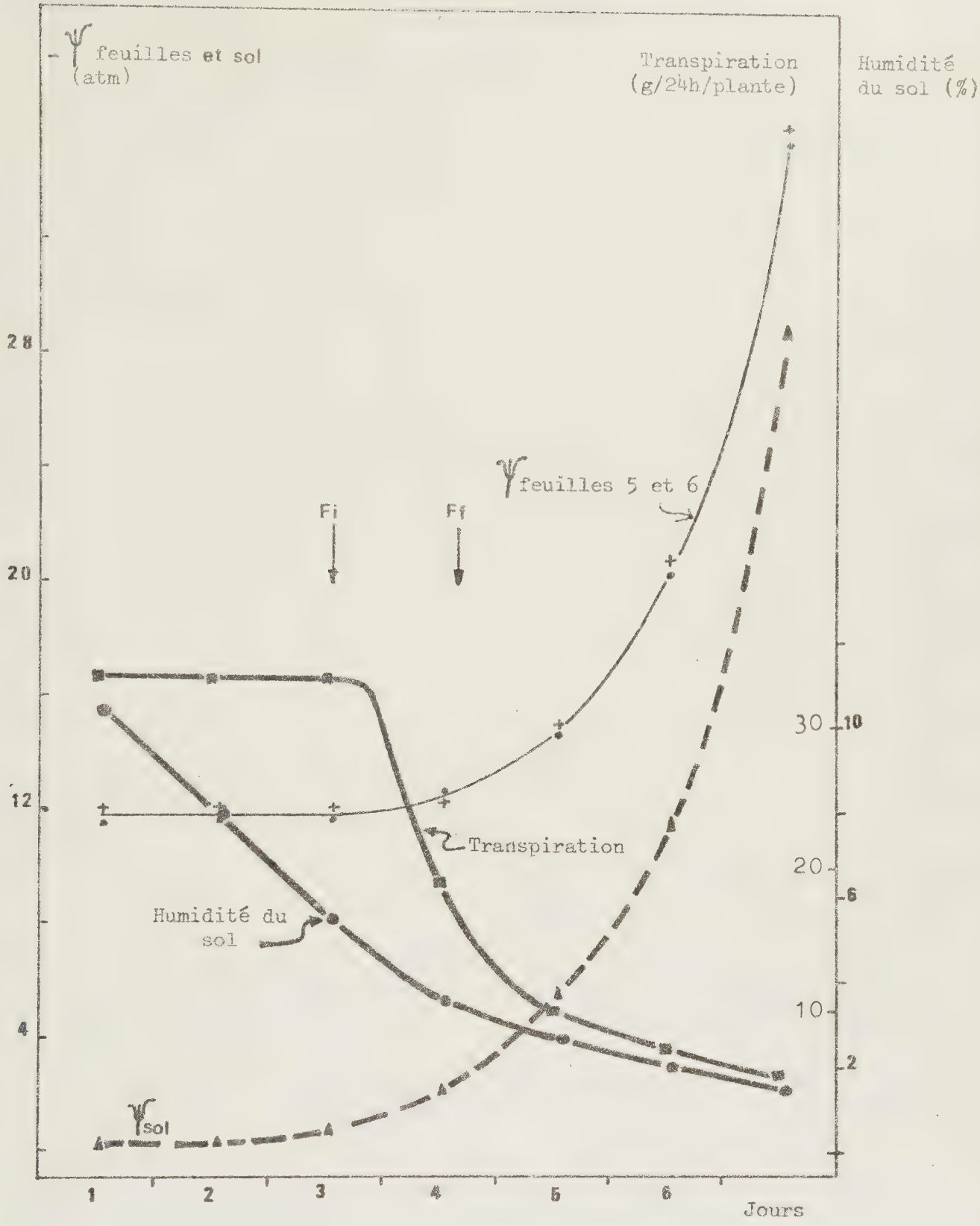


Fig. 19 - Evolution du potentiel hydrique du sol et des feuilles 5 et 6, de la transpiration diurne et de l'humidité du sol (sable) sous Moutarde de 28 jours.

Humidité relative 70 %
Fi = flétrissement de la première feuille de base
Ff = flétrissement de toutes les feuilles

Les mesures de ψ sont faites tous les jours entre 13h 45 et 14h.

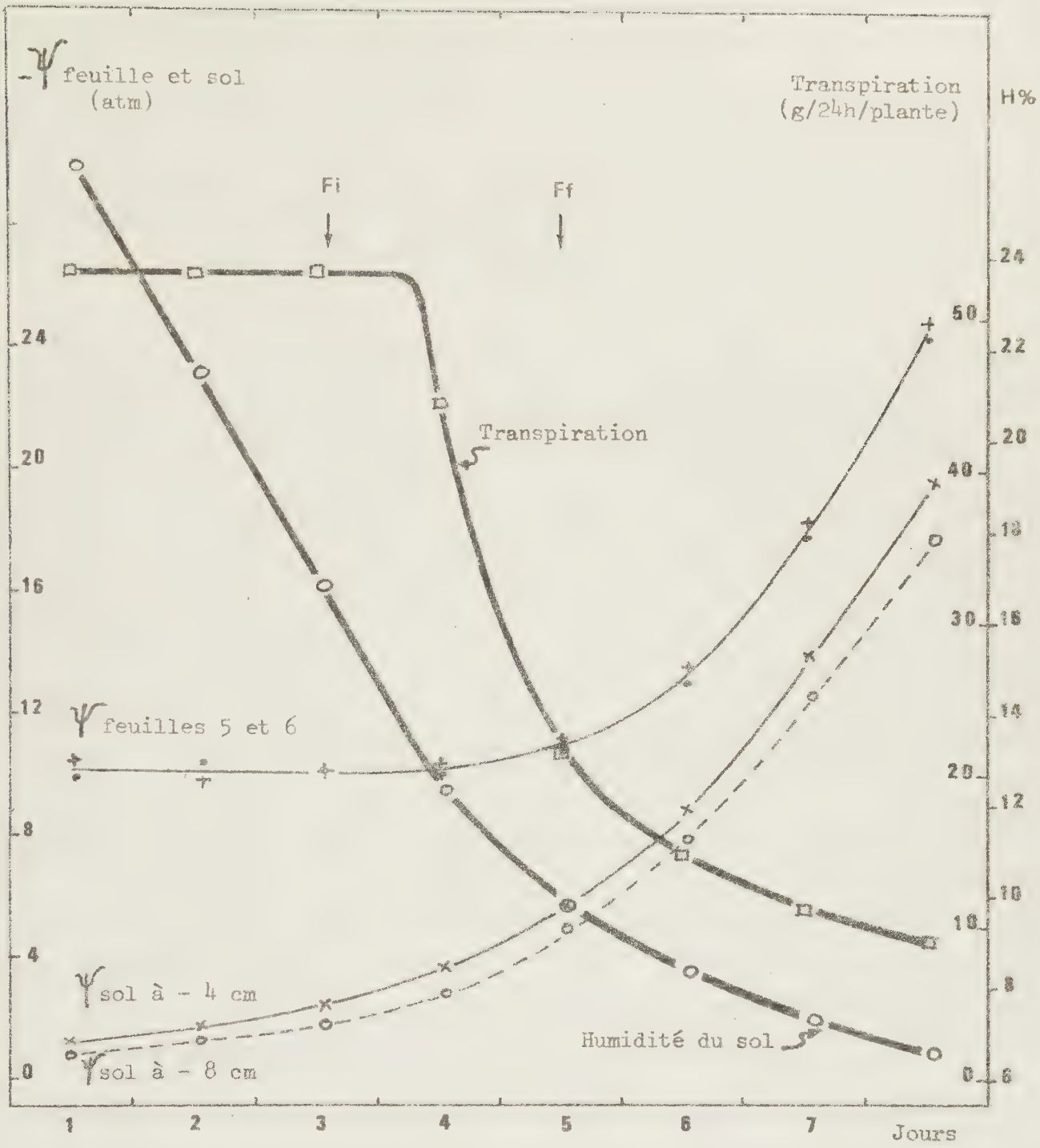


Fig. 20 - Evolution du potentiel hydrique du sol (limon) et des feuilles de rang 5 et 6, de la transpiration diurne et de l'humidité du sol sous Moutarde de 42 jours.

Humidité relative 70 %

Fi = flétrissement de la première feuille de base
Ff = flétrissement de toutes les feuilles

Les mesures de ψ sont faites tous les jours entre 13h45 et 14h.

Tableau 10 - Evolution de l'état hydrique des sols au cours de la phase de carence hydrique.

Culture	Etat hydrique du sol	Phase de carence hydrique		
		Fanaison 1ère feuille de base	Chute de transpiration et de Ψ feuilles 5 et 6	Fanaison totale
Moutarde de 21 jours sur Sable de la Solle	$-\Psi$ sol moyen	0,7 atm	1 atm	2,4 atm
	Humidité moyenne	5,4 %	5 %	3,5 %
	Taux d'épuisement de RU	10 %	20 %	40 %
Moutarde de 42 jours sur Limon de la Minière	$-\Psi$ sol à 4 cm	2,4 atm	3,2 atm	5,6 atm
	$-\Psi$ sol à 8 cm	1,8 atm	2,4 atm	4,6 atm
	Humidité moyenne	16,4 %	13,2 %	9,9 %
	Taux d'épuisement de RU	28 %	52,5 %	78 %

Tableau 12 - Gradient de teneur relative en eau mesuré dans les parties aériennes (feuilles n° 1 à 12 à partir du collet) au cours d'un cycle de dessèchement : moutarde de 42 jours sur limon en atmosphère à 70 % d'humidité relative.

Feuille	Teneur relative en eau après 1 heure d'éclairement (en %)							
	1er jour	2e jour	3e jour	4e jour	5e jour	6e jour	7e jour	8e jour
1	89,9	92,1	91	61	61,2	50	42,1	36,5
2	92,8	92	90	66	64,5	50	39	34
3	95,1	96	95,2	70,3	67,4	49	40	35,2
4	96,2	96,3	97	77	70,1	52	39,4	42,4
5	97,5	98,3	96,9	87,2	76,4	56,4	40,8	40
6	97,9	98,1	97,8	86,8	70	52,8	45	39,1
7	97,3	98	95	90	69	50,4	43,1	38,7
8	97	98,2	96	94	72,1	53,1	45,8	41,3
9	95,2	94,8	95	90,1	70,3	49,9	42	39
10	96	95	94,2	93	67	50	43	37,8
11	90	92	91	82	67,7	41,8	49,8	37
12	88,9	89,1	90	79	63	51,3	40,1	36

La disponibilité de l'humidité devrait être analysée localement à chaque niveau.

Sous le blé de 28 jours (fig. 21) la baisse de Ψ sol commence presque simultanément dans les 15 premiers centimètres du sol. La chute de Ψ sol intervient à 34 cm avec un retard de 48 heures, pendant que Ψ sol a atteint - 2,8 atm et - 2,5 atm respectivement à 7 et 15 cm.

Au moment où la chute de Ψ sol s'amorce à 45 cm (au 6e jour de dessèchement) le potentiel a atteint - 5 atm à 34 cm, - 9,3 atm à 15 cm et - 10,3 atm à 7 cm.

L'utilisation progressive de l'humidité en profondeur est certainement liée à la répartition des racines et à leur croissance pendant le cycle de dessèchement.

L'évolution de la transpiration est semblable à celle observée dans les pots de faible profondeur.

Le profil de Ψ sol correspondant à l'apparition de la dépression transpiratoire est le suivant :

Profondeur	Ψ sol
7 cm	- 3,7 atm
15 cm	- 3,0 atm
34 cm	- 0,9 atm
45 cm	0 atm

Lors du 2e cycle de dessèchement (à 36 jours), le profil étant ramené à la capacité au champ sur les 34 premiers cm de sol, la transpiration maximale ne se rétablit pas tout de suite après l'arrosage; il y a eu un temps de latence de 2 jours. Ensuite la baisse du régime de transpiration est apparue pour le profil de Ψ sol suivant :

Profondeur	Ψ sol
7 cm	- 6,8 atm
15 cm	- 4,5 atm
34 cm	- 1,2 atm
45 cm	- 5,6 atm

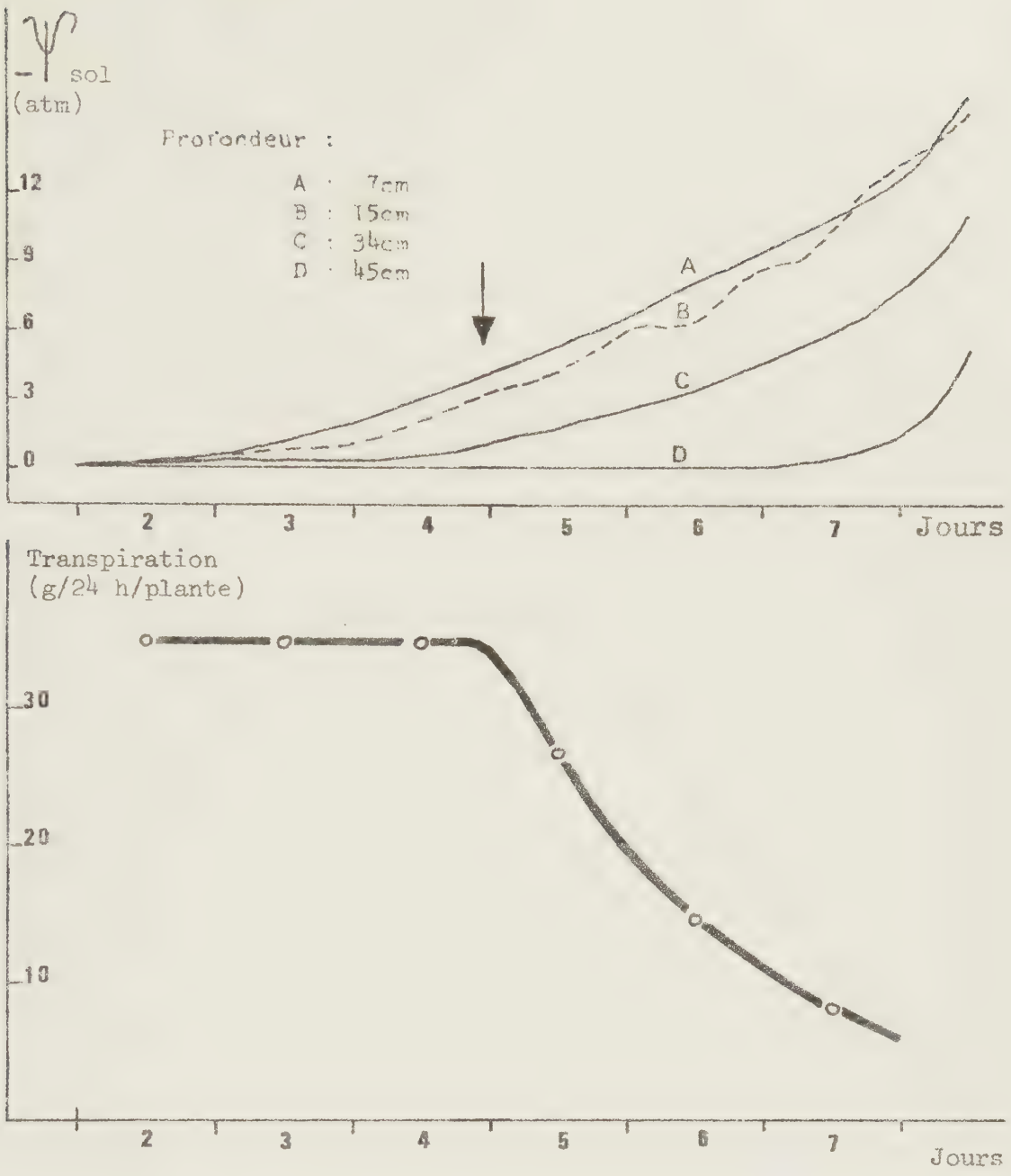


Fig. 21 - Evolution du potentiel hydrique dans le sol à différentes profondeurs et de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement : blé de 28 jours sur limon.

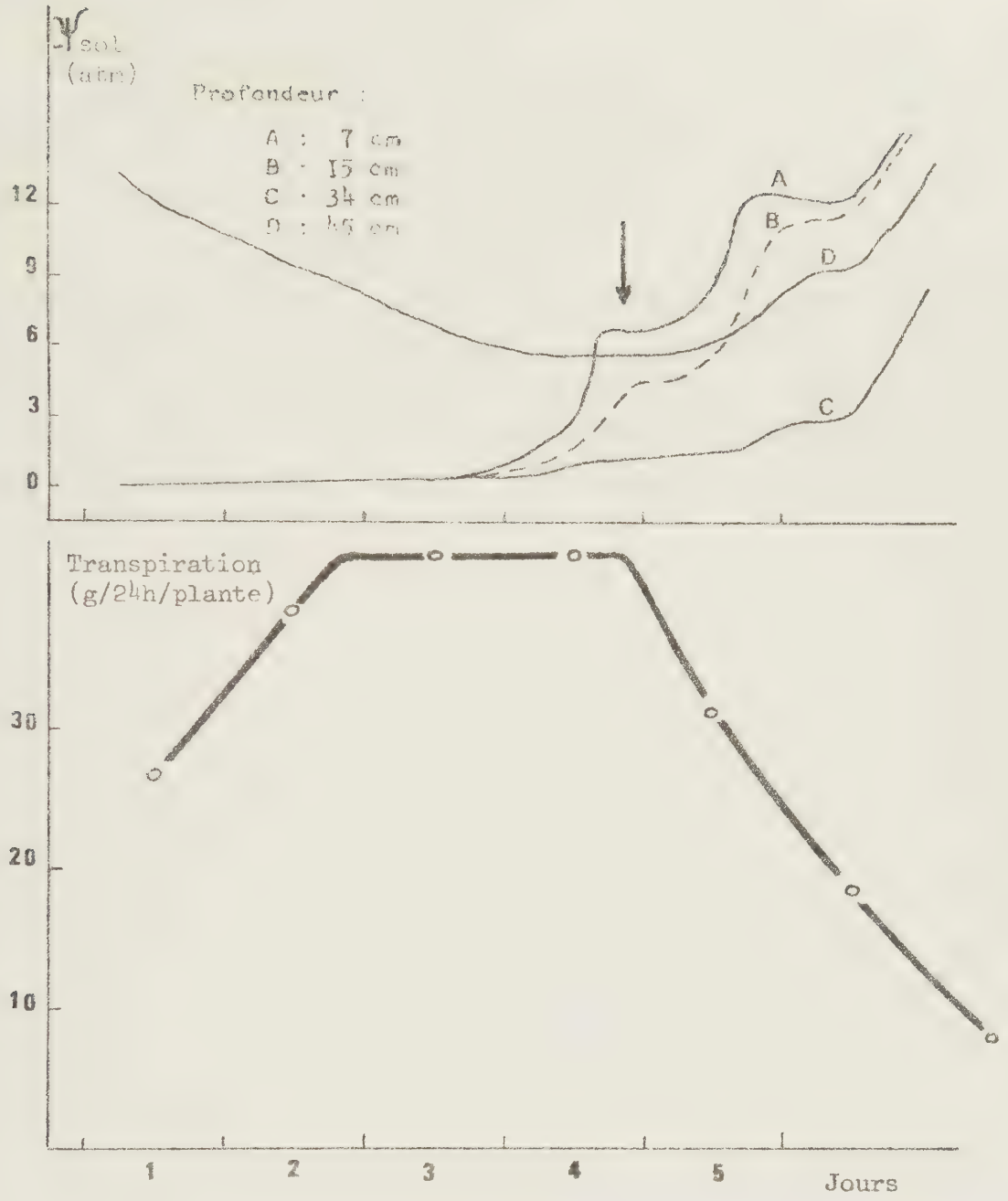


Fig. 22 - Evolution du potentiel hydrique dans le sol à différentes profondeurs et de la transpiration au cours d'un 2e cycle de dessèchement : blé de 36 jours sur limon.

Le point critique minimal de la RFU semble correspondre à un profil de ψsol plus carencé; cela traduirait peut être une forme d'adaptation à la sécheresse ou un effet plus favorable de l'aération pour les racines sur le régime d'absorption.

Des observations similaires sont faites sur la betterave (fig. 23 et 24). Toutefois la betterave semble exploiter l'humidité du sol de façon plus homogène que le blé. Cette observation est peut être en rapport avec le profil de densité radiculaire plus homogène chez la betterave (fig. 25).

En conclusion de ces observations, lorsque la plante disposerait d'un grand volume de sol, ce qui est généralement le cas dans la nature, la notion d'humidité facilement utilisable ou de réserve facilement utilisable serait difficile à appréhender. Elle serait étroitement liée au rythme de croissance et à la répartition des racines, à la distribution de l'humidité dans le sol et au degré d'adaptation de la plante aux cycles successifs d'humidification et de dessèchement du sol.

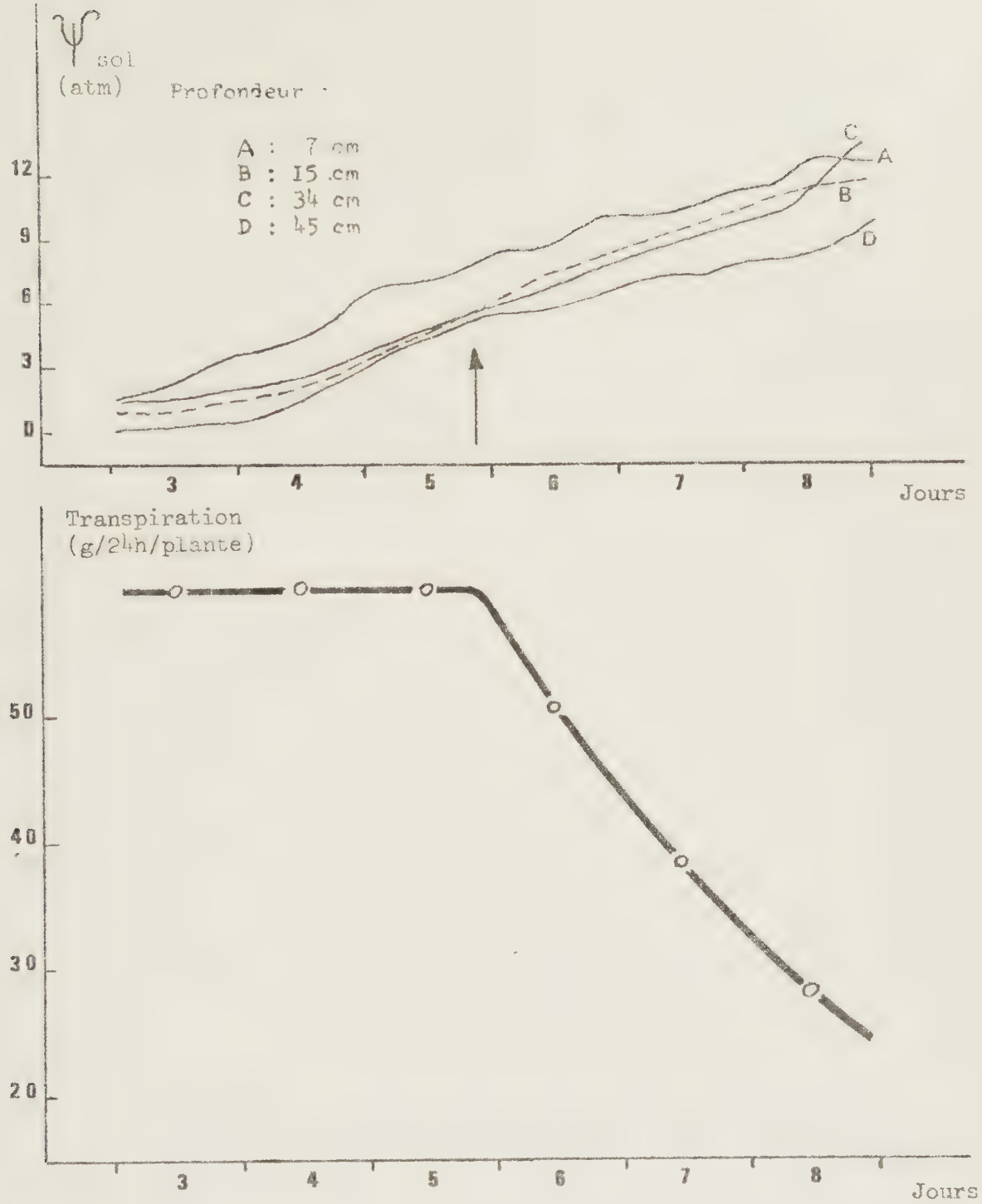


Fig. 23 - Evolution du potentiel hydrique dans le sol à différentes profondeurs et de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement : betterave de 46 jours sur limon.

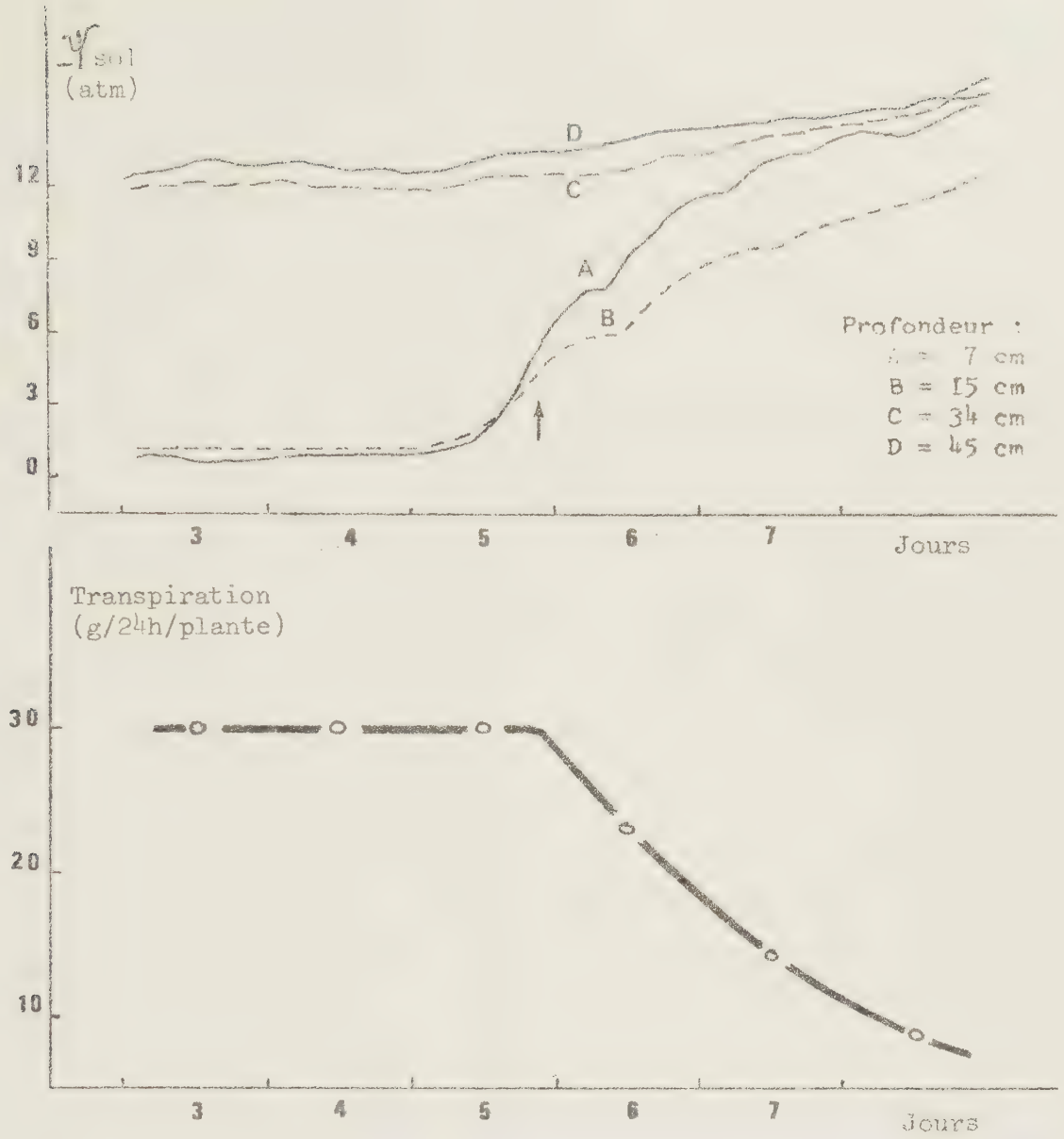


Fig. 24 - Evolution du potentiel hydrique dans le sol à différentes profondeurs et de la transpiration au cours d'un cycle de dessèchement : 2e cycle de dessèchement de betterave sur limon (56 jours).

Figure 25 - Profil de densité radiculaire de blé de 36 jours et de betterave de 46 jours sur limon à la fin du cycle de dessèchement.

IV - RELATIONS ENTRE RESERVE FACILEMENT UTILISABLE ET PHOTOSYNTHESE NETTE

Si une bibliographie très abondante est consacrée à l'effet de l'état hydrique de la feuille sur la vitesse de fixation du CO_2, les travaux concernant les relations entre l'état hydrique du sol de la photosynthèse nette de la plante entière sont moins nombreux. Outre les résultats agronomiques établissant des doses d'irrigation et les rendements correspondants, nous ne connaissons que les observations d'ailleurs assez limitées de ASHTON sur la canne à sucre (1956) et celles de LARCHER sur l'olivier (1963), qui concluent à une amélioration du rendement brut ou de la photosynthèse nette lorsque l'humidité du sol est suffisante par rapport aux besoins en eau de la plante.

Dans ce chapitre nous nous proposons d'analyser dans un premier temps le mode d'action de l'humidité du sol sur la photosynthèse nette, au cours d'un cycle de dessèchement. Ensuite nous essayerons d'approcher les rapports entre la photosynthèse nette et la Réserve Facilement Utilisable dans les cas d'un sol peu profond (14 cm) et d'un sol profond (50 cm).

A - EVOLUTION DE LA PHOTOSYNTHESE NETTE AU COURS D'UN CYCLE DE DESSECHEMENT

La photosynthèse nette présente des variations comparables au cours du cycle de dessèchement quelle que soit la culture considérée. Nous donnons à titre d'exemple les observations faites sur des cultures de blé de 21 jours et de 28 jours sur sable et limon et des cultures de moutarde de 42 jours sur limon (fig. 26 et 26 bis).

Dès le début de la période d'assèchement la photosynthèse nette, dont la vitesse maximale est atteinte progressivement, ne se maintient constante que pendant un temps limité : elle diminue avant la fin de la journée à

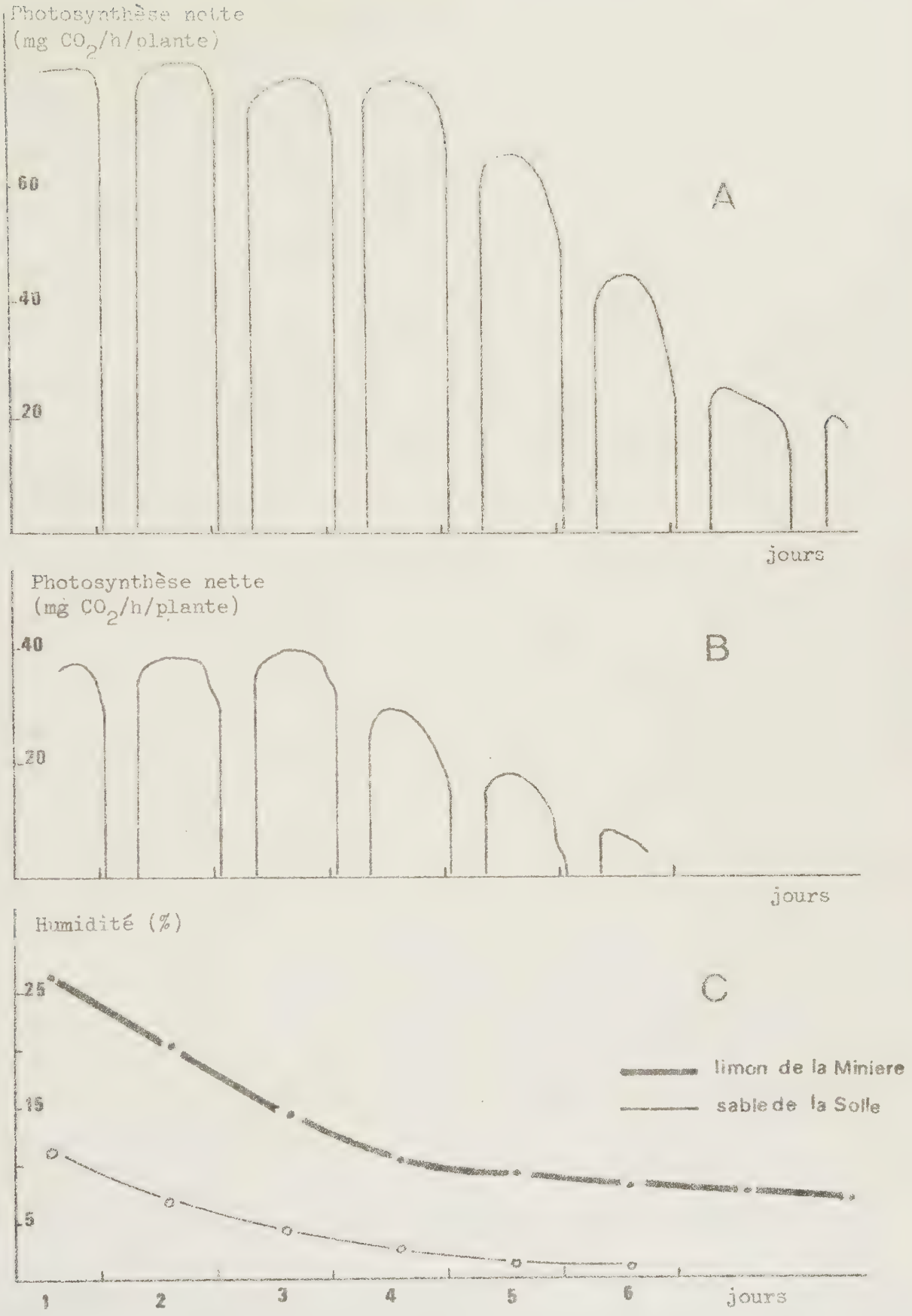


Figure 26 - Evolution de la photosynthèse nette de moutarde sur limon (A), de blé sur sable (B), et de l'humidité du sol (C) au cours d'un cycle de dessèchement.
Moutarde de 42 jours - Blé de 21 jours

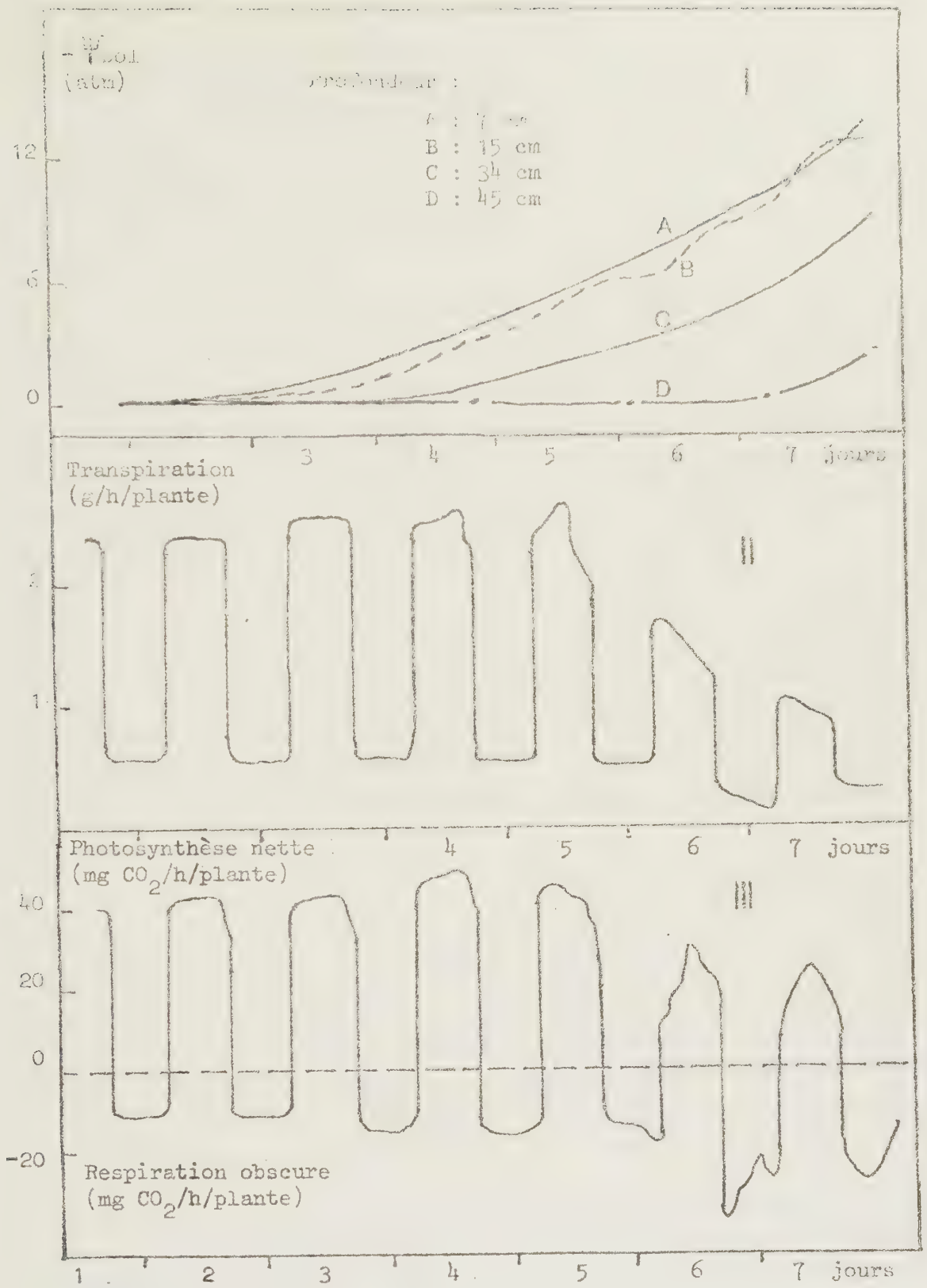


Fig. 26 bis - Evolution de la transpiration (II), des échanges de CO_2 (III) et du potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol}) à différentes profondeur au cours d'un cycle de dessèchement de blé de 28 jours sur limon

l'encontre de ce qui a été observé pour la transpiration (fig. 16).

Cette observation confirme les résultats de nombreux auteurs sur des feuilles; elle traduit probablement l'accumulation de produits de synthèse dans les feuilles en fin de journée et la nécessité d'une période obscure pour favoriser leur migration. Le phénomène semble accentué ici par la longueur de photopériode.

Le même cycle journalier de la photosynthèse nette (Pn) se retrouve dans la phase de carence hydrique; toutefois la chute de Pn s'opère plus tôt dans la journée. La différence importante avec la transpiration semble se situer dans la durée de maintien du régime optimal. Alors qu'en phase de carence hydrique la transpiration optimale ne se maintient que quelques heures (fig. 16), la photosynthèse nette semble par contre pouvoir s'accomplir pendant plusieurs heures (6 à 10 heures) au début de la journée.

Cette observation n'est pas surprenante :

De nombreux auteurs dont LOUSTALOT (1945), TROUGHTON et SLATYER (1969), STÅLFELT (1935) ont montré sur des feuilles de plusieurs espèces ligneuses et herbacées que des niveaux de déficit hydrique allant jusqu'à 25 % n'affectaient pas la photosynthèse brute. La première baisse significative d'activité photosynthétique se manifeste lorsque le déficit hydrique dépasse 25 à 45 % suivant les espèces.

L'évolution de la respiration obscure mesurée sur le blé et la moutarde (fig. 27) ne semble pas liée à l'état hydrique du sol. Sur tout le cycle de dessèchement, la respiration obscure se maintient à un niveau relativement élevé avec des pics plus ou moins fréquents et dont le maximum se situe diversement par rapport à la chute de la transpiration. Ces résultats semblent en accord avec les observations de GREENWAY et HILLER (1967) et de SANTARIUS (1967), qui ont établi l'indépendance de la respiration mitochondrienne et de l'état hydrique de la feuille.

Les observations faites sur feuilles détachées ou fragments de feuilles, et les approximations sur plantes entières dues à BRIX (1968), FORRESTER et al. (1966), GOLDWORTHY (1966), MOSS (1966), OZBUN et al. (1964), ont permis d'établir que, dans des conditions optimales d'aération et d'éclairement, l'intensité de la photorespiration est une ou deux fois plus élevée que celle de la respiration obscure. En outre, MEIDNER (1961, 1962), TROUGHTON et

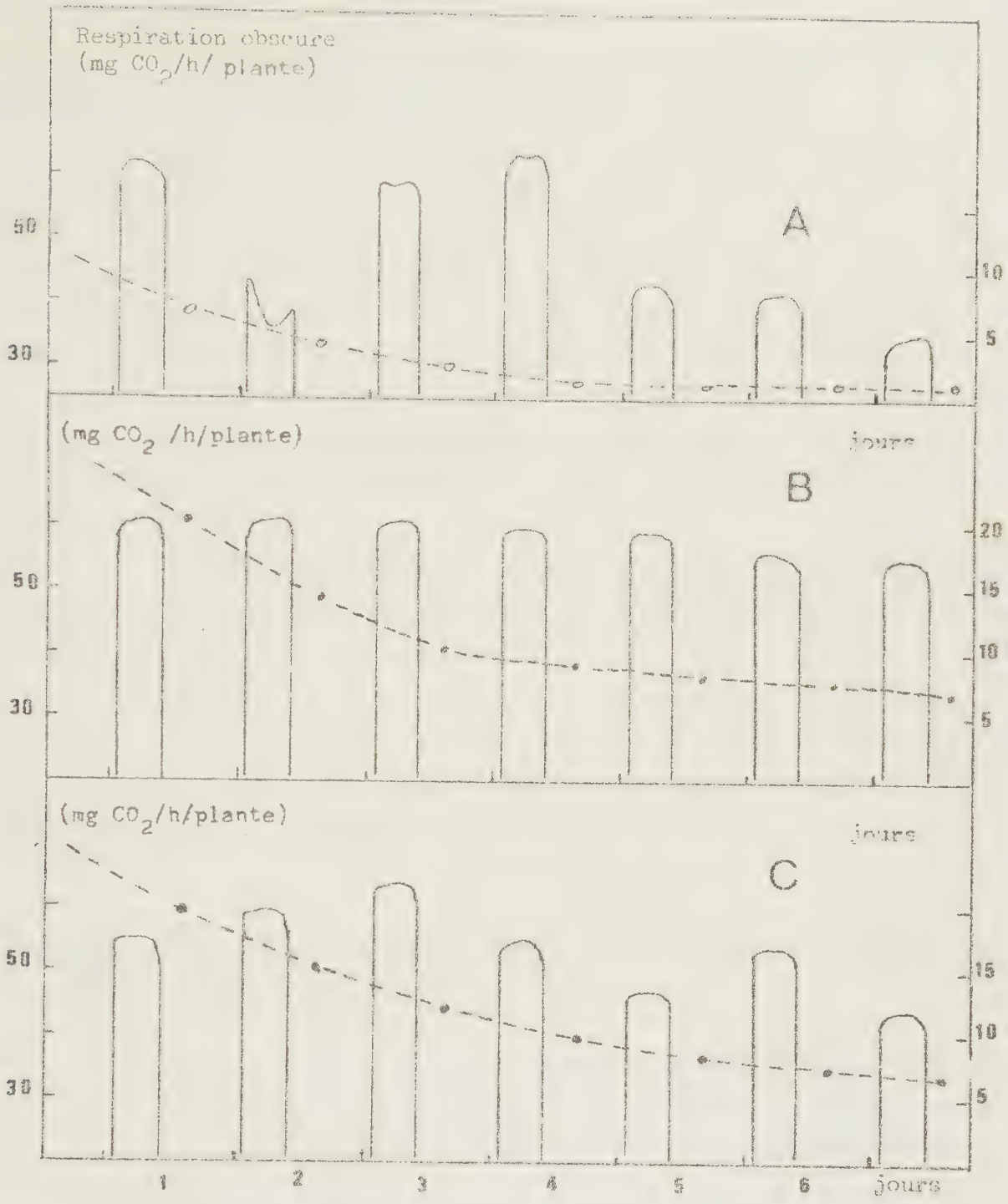


Figure 27 - Evolution de l'humidité du sol et de la respiration obscure (----) de blé (A, C) et de moutarde (B) au cours d'un cycle de dessèchement.

A - Blé de 21 jours sur sable
B - Moutarde de 42 jours sur limon
C - Blé de 42 jours sur limon

———— Respiration
— — — — H %

SLATYER (1969) ont montré que la photorespiration augmentait avec le développement de la carence hydrique jusqu'à des niveaux très élevés de contrainte, à partir desquels elle diminuait assez brutalement.

Etant donné que les composants de la photosynthèse nette (photosynthèse brute et respiration) semblent s'accommoder de fortes carences hydriques, il semble donc bien que la photosynthèse nette puisse se comporter de la même façon. Toutefois la respiration obscure et la photorespiration sont fortement activées par la température (BADGER et ANDREWS, 1974; JOLIFFE et TREGUNNA, 1968, 1973; LAING et al, 1974; ZELITCH, 1967). Aussi l'échauffement des feuilles, en raison de la fermeture stomatique, peut entraîner la diminution de la photosynthèse nette. Cela expliquerait les chutes plus ou moins hâtives de photosynthèse observées en fin de matinée, dans la phase de carence hydrique édaphique.

Ces résultats concernant l'évolution de la photosynthèse nette au cours de l'assèchement auraient sans doute une grande incidence sur l'efficience de la transpiration et l'économie en eau.

Cependant il ne semble pas possible d'établir des relations simples entre la photosynthèse nette instantanée et l'humidité du sol au cours d'un cycle de dessèchement. Il faudrait peut-être considérer l'activité photosynthétique totale journalière.

B - RELATIONS ENTRE LA PHOTOSYNTHESE NETTE ET LA RESERVE FACILEMENT UTILISABLE D'UN SOL PEU PROFOND (14 cm).

La figure 28 représente l'évolution des activités photosynthétiques et transpiratoires totales journalières et de l'efficience de la transpiration en fonction de l'humidité du sol, au cours d'un cycle de dessèchement.

Elle fait apparaître que chez le blé et la moutarde de 21 jours cultivés sur sable de la Solle, la photosynthèse nette et la transpiration évoluent parallèlement. Chez le blé, cependant, la photosynthèse nette semble conserver le régime optimal pour des humidités édaphiques plus faibles que la transpiration; elle a même tendance à augmenter avant la chute définitive imputable à la sécheresse. Cela se traduit sur l'efficience de la transpiration par une nette amélioration ($\frac{Pn}{Tr}$ se rapproche des valeurs mesurées sur la moutarde : 20 mg de CO_2 par g d'eau).

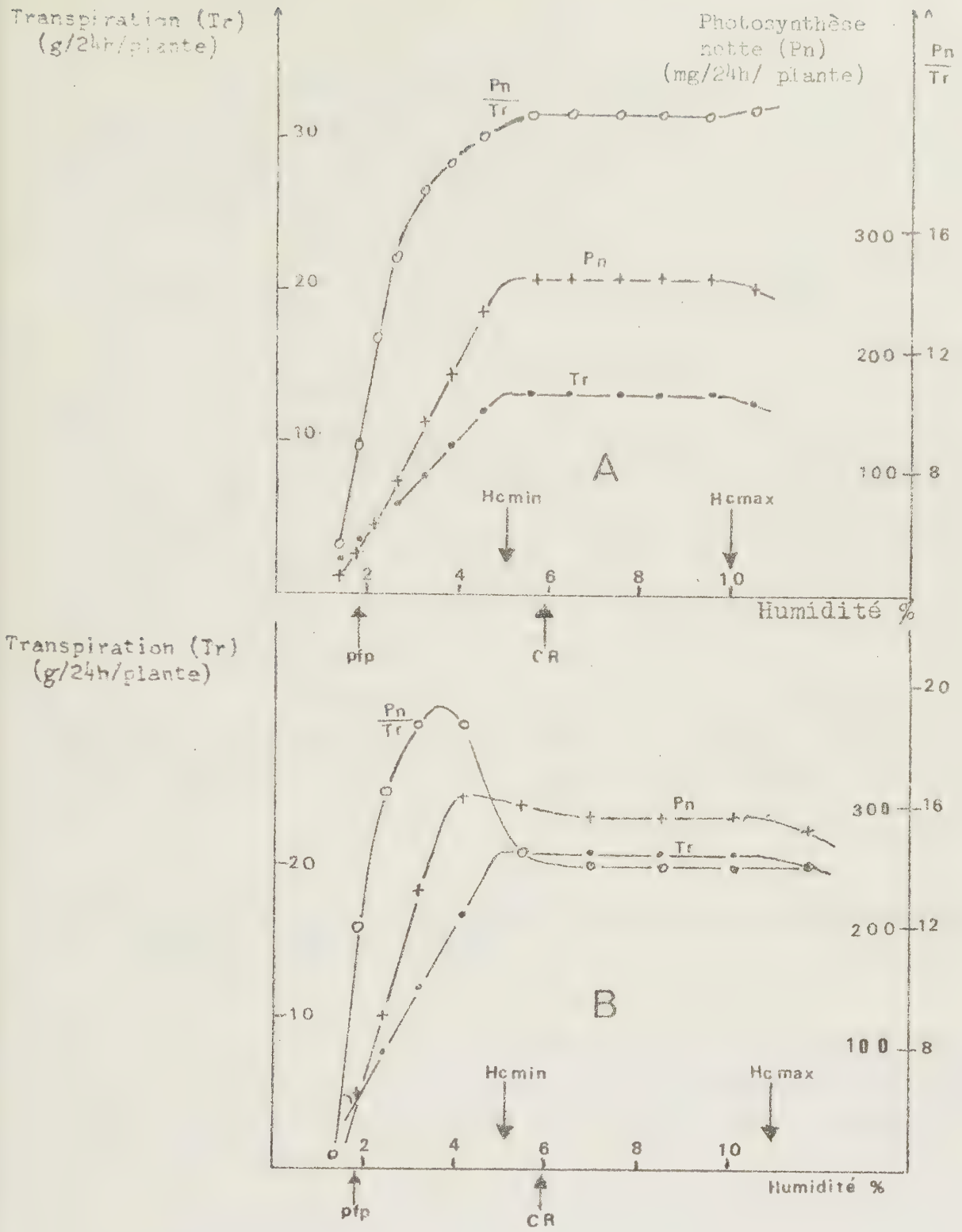


Fig. 28 - Evolution de la transpiration (Tr), de la photosynthèse nette (Pn) et de l'efficience de la transpiration ($\frac{Pn}{Tr}$) au cours d'un cycle de dessèchement.

A : Moutarde de 21 jours sur sable de la Solle

B : Blé de 21 jours sur sable de la Solle

E : 3,5 mm J^{-1}

Sol peu profond (14 cm)

Chez le blé et la moutarde plus âgés (42 jours) et cultivés sur limon (fig. 29), l'efficience de la transpiration est en général plus faible que chez les plantes de 21 jours. Les plus fortes valeurs se sit ent dans des humidités inférieures au point critique minimal de l'humidité facilement utilisable.

A 21 jours comme à 42 jours le rapport $\frac{Pn}{Tr}$ est plus élevé chez la moutarde que chez le blé, à humidité édaphique égale.

L'efficience de la transpiration en relation avec l'humidité du sol, semble dépendre de l'espèce végétale et de son âge.

Mis à part le cas de la moutarde jeune (21 jours) qui montre un rapport $\frac{Pn}{Tr}$ élevé sur toute la gamme d'humidité facilement utilisable, les plantes âgées et le blé de 21 jours commencent à manifester leur meilleure efficience transpiratoire à l'approche du point critique minimal de l'humidité facilement utilisable (Hc min),les plus fortes valeurs de $\frac{Pn}{Tr}$ se situant dans des humidités nettement plus faibles que Hc min.

Ces résultats semblent confirmer les observations et les hypothèses de nombreux auteurs dont KOCH (1957), LARCHER (1960, 1963), LOUSTALOT (1945), NEUWIRTH et POLSTER (1960), POLSTER (1950), POLSTER et al (1960).

C - RELATIONS ENTRE LA PHOTOSYNTHESE NETTE ET LA RESERVE FACILEMENT UTILISABLE D'UN SOL PROFOND (50 cm).

Les mesures de transpiration et de photosynthèse nette faites sur des cultures sur colonne de limon de 50 cm confirment les observations précédentes sur le blé quant à l'évolution relative des 2 processus et l'efficience de la transpiration (fig. 30 A).

Lors d'un 2e cycle de dessèchement du blé la photosynthèse nette a tendance à chuter avant la transpiration,mais l'efficience maximale de la transpiration se situe encore après la chute de la transpiration (fig. 30 B).

Un essai avec la betterave débouche sur les mêmes conclusions que le blé avec la différence que la position relative du point de chute de la photosynthèse nette ne change pas lors du 2e cycle de dessèchement et que le rapport $\frac{Pn}{Tr}$ est meilleur au cours du 2e dessèchement (fig. 31). Cela traduirait

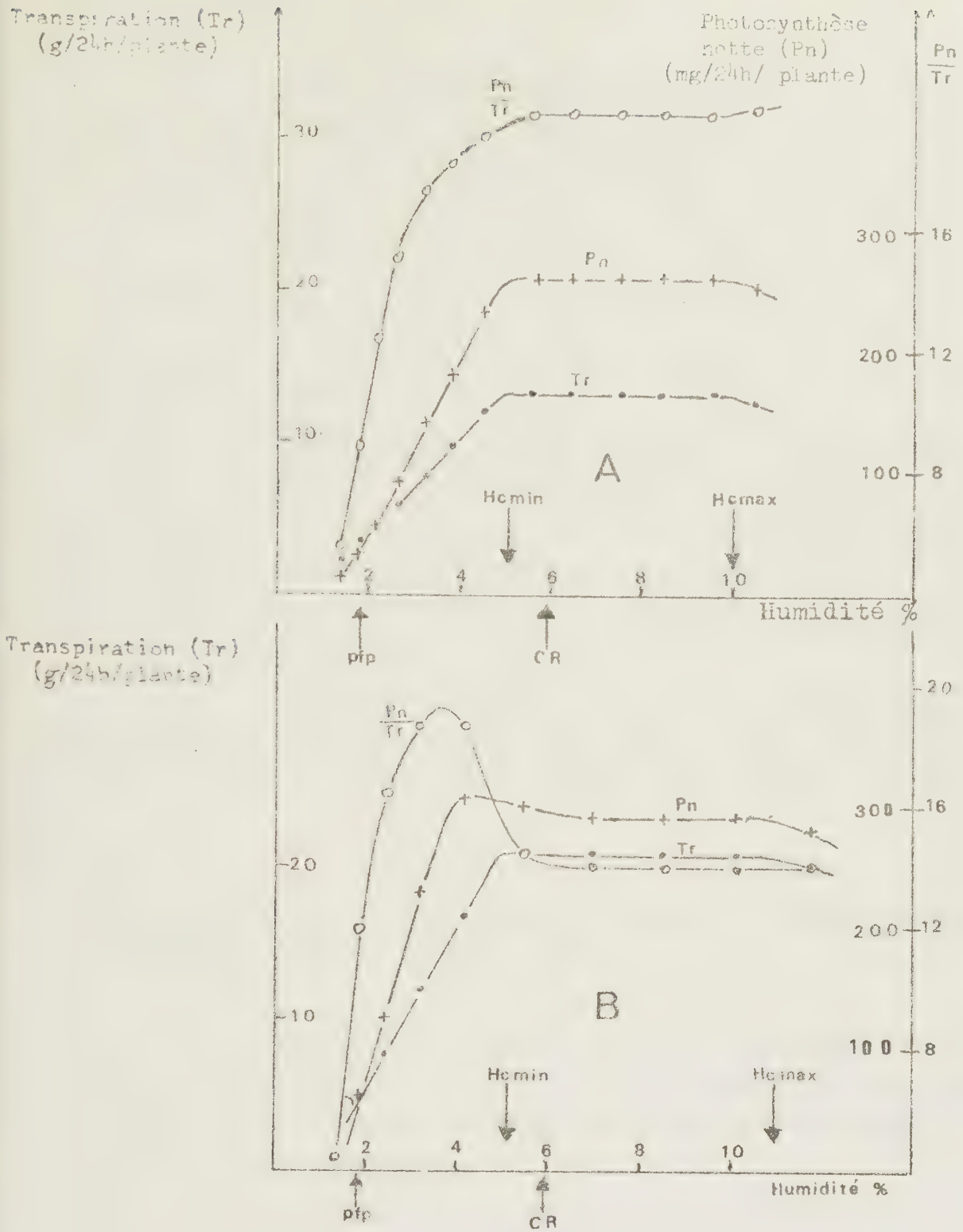


Fig. 28 - Evolution de la transpiration (Tr), de la photosynthèse nette (Pn) et de l'efficience de la transpiration ($\frac{Pn}{Tr}$) au cours d'un cycle de dessèchement.

A : Moutarde de 21 jours sur sable de la Solle

B : Blé de 21 jours sur sable de la Solle

E : 3,5 mm J^{-1}

Sol peu profond (14 cm)

Chez le blé et la moutarde plus âgés (42 jours) et cultivés sur limon (fig. 29), l'efficience de la transpiration est en général plus faible que chez les plantes de 21 jours. Les plus fortes valeurs se sit ent dans des humidités inférieures au point critique minimal de l'humidité facilement utilisable.

A 21 jours comme à 42 jours le rapport $\frac{Pn}{Tr}$ est plus élevé chez la moutarde que chez le blé, à humidité édaphique égale.

L'efficience de la transpiration en relation avec l'humidité du sol, semble dépendre de l'espèce végétale et de son âge.

Mis à part le cas de la moutarde jeune (21 jours) qui montre un rapport $\frac{Pn}{Tr}$ élevé sur toute la gamme d'humidité facilement utilisable, les plantes âgées et le blé de 21 jours commencent à manifester leur meilleure efficience transpiratoire à l'approche du point critique minimal de l'humidité facilement utilisable (Hc min),les plus fortes valeurs de $\frac{Pn}{Tr}$ se situant dans des humidités nettement plus faibles que Hc min.

Ces résultats semblent confirmer les observations et les hypothèses de nombreux auteurs dont KOCH (1957), LARCHER (1960, 1963), LOUSTALOT (1945), NEUWIRTH et POLSTER (1960), POLSTER (1950), POLSTER et al (1960).

C - RELATIONS ENTRE LA PHOTOSYNTHESE NETTE ET LA RESERVE FACILEMENT UTILISABLE D'UN SOL PROFOND (50 cm).

Les mesures de transpiration et de photosynthèse nette faites sur des cultures sur colonne de limon de 50 cm confirment les observations précédentes sur le blé quant à l'évolution relative des 2 processus et l'efficience de la transpiration (fig. 30 A).

Lors d'un 2e cycle de dessèchement du blé la photosynthèse nette a tendance à chuter avant la transpiration,mais l'efficience maximale de la transpiration se situe encore après la chute de la transpiration (fig. 30 B).

Un essai avec la betterave débouche sur les mêmes conclusions que le blé avec la différence que la position relative du point de chute de la photosynthèse nette ne change pas lors du 2e cycle de dessèchement et que le rapport $\frac{Pn}{Tr}$ est meilleur au cours du 2e dessèchement (fig. 31). Cela traduirait

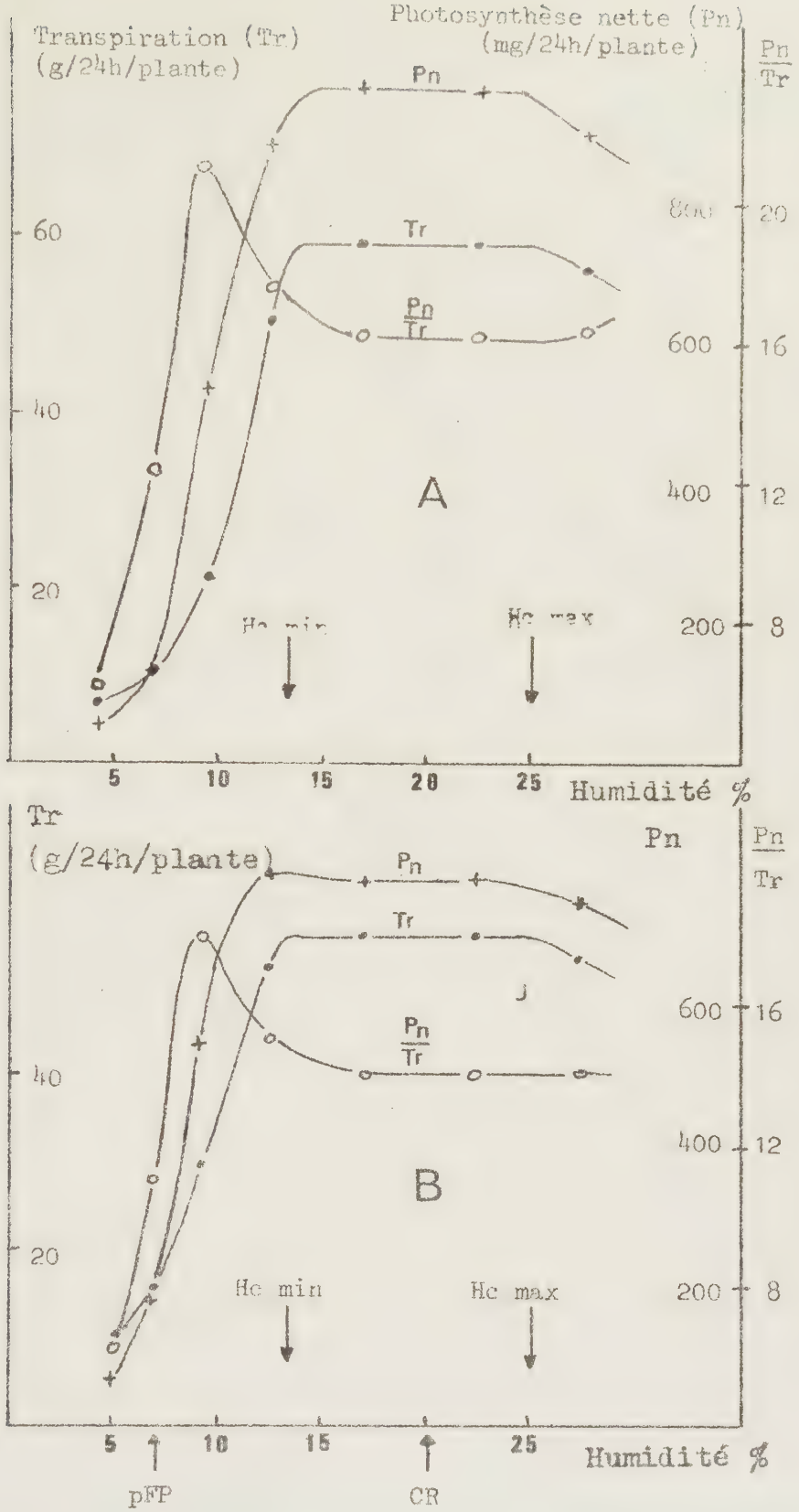


Fig. 29 - Evolution de la transpiration (Tr), de la photosynthèse nette (Pn) et de l'efficience de la transpiration $\left(\frac{Pn}{Tr}\right)$ au cours d'un cycle de dessèchement.

A : moutarde de 42 jours sur limon
B : blé de 42 jours sur limon
E : 3,5 mm. J^{-1}

Sol peu profond (14 cm)

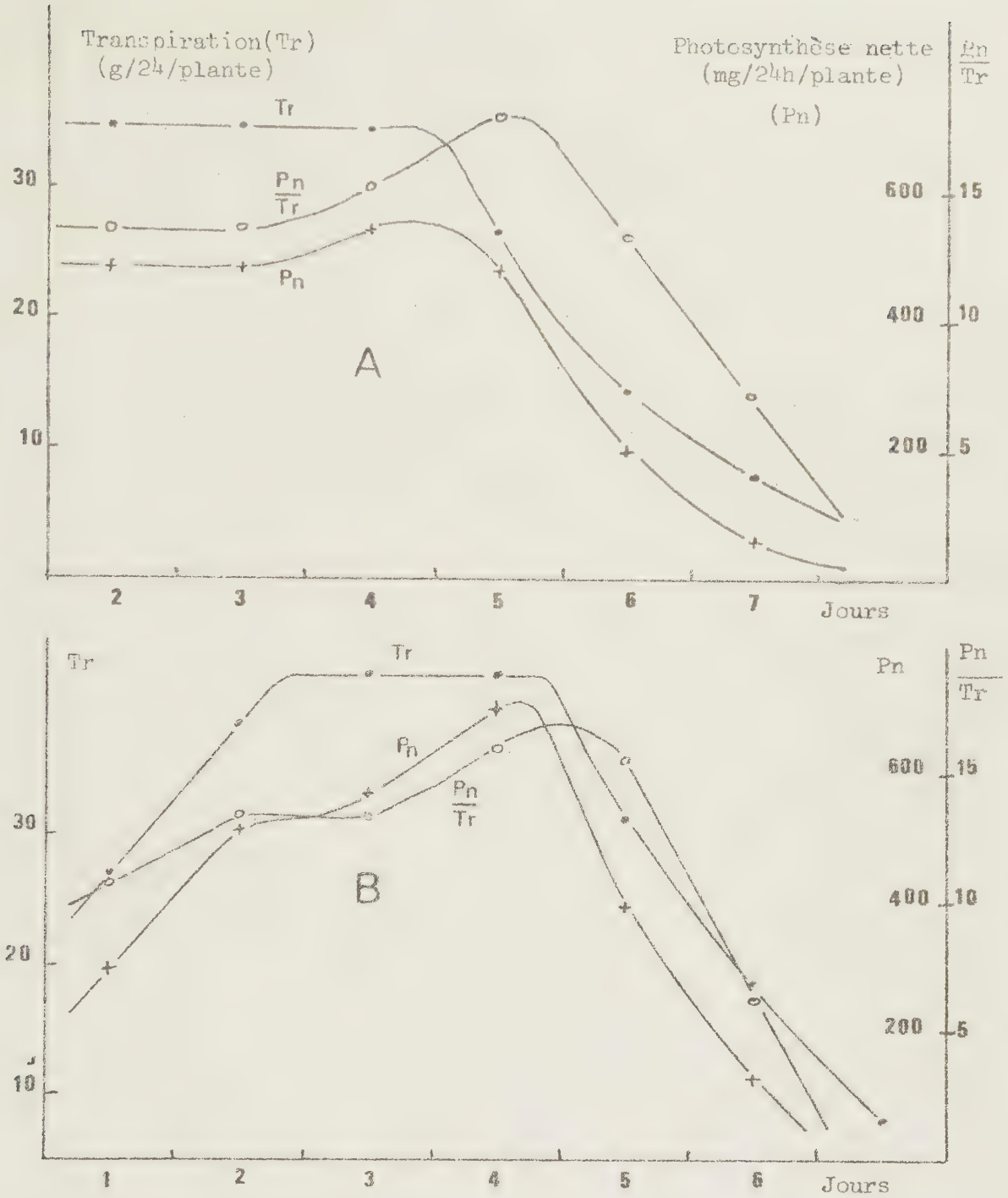


Fig. 30 -Evolution de la transpiration(Tr), de la photosynthèse nette (Pn), et de l'efficience de la transpiration($\frac{Pn}{Tr}$), au cours d'un cycle de dessèchement de blé sur colonne de limon(50cm)

A: 1^{er} cycle de dessèchement à 28jours

B: 2^{e} cycle de dessèchement à 36jours

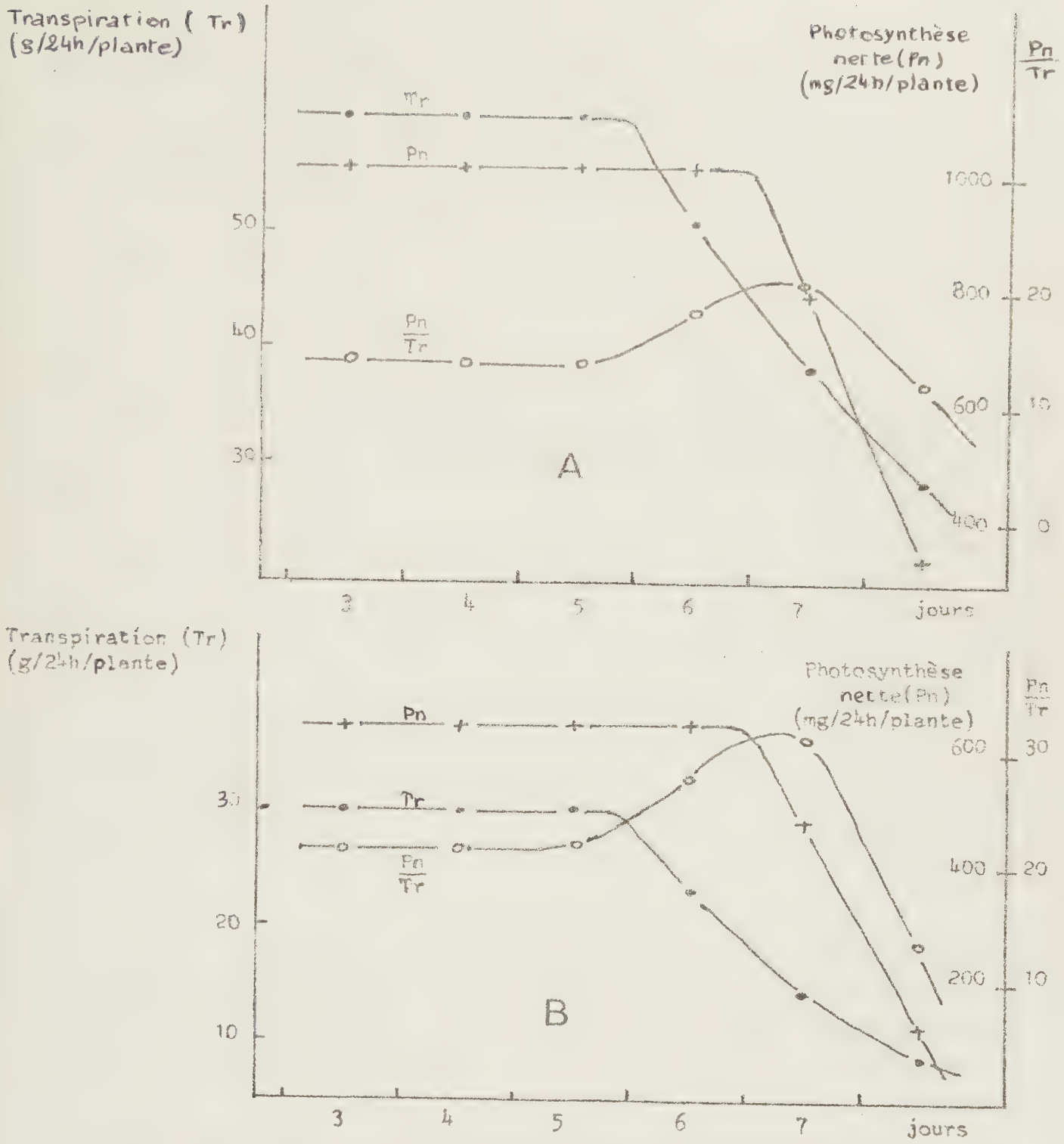


Figure 31 - Evolution de la transpiration(Tr) de la photosynthèse nette (Pn) et de l'efficience de la transpiration($\frac{Pn}{Tr}$) au cours d'un cycle de dessèchement de betterave sur colonne de Limon.

A : 1er cycle de dessèchement à 46 jours

B : 2e cycle de dessèchement à 56 jours

peut-être une meilleure aptitude de la betterave à la sécheresse.

Toutefois les observations faites au cours du 2e cycle de dessèchement de blé et de betterave sont tout à fait relatives; elles pourraient changer avec l'intensité et la durée du premier cycle.

Les profils de ψ sol correspondant à la valeur maximale de $\frac{Pn}{Tr}$ sont présentés ci-contre :

Plante	Profondeur	ψ sol	
		1er dessèchement	2e dessèchement
Blé	7 cm	- 5,2 atm	- 6,7 atm
	15 cm	- 4,3 atm	- 4,5 atm
	34 cm	- 1,8 atm	- 1,2 atm
	45 cm	0	- 5,6 atm
Betterave	7 cm	- 10,5 atm	- 13,2 atm
	20 cm	- 9,4 atm	- 9,6 atm
	30 cm	- 8,7 atm	- 14,3 atm
	45 cm	- 7,4 atm	- 15 atm

Ils montrent que les plantes qui subissent un deuxième cycle de dessèchement s'accommodent mieux de la carence hydrique. Le meilleure comportement de la betterave en sol sec pourrait s'expliquer partiellement par l'existence chez cette espèce d'une réserve d'eau secondaire dans les racines.

En conclusion, il semblerait que la plante réalise les plus importantes économies en eau après l'épuisement de l'humidité facilement utilisable; mais l'espèce végétale, son stade de développement ou ses facultés d'adaptation, joueraient un rôle important dans le phénomène.

CONCLUSIONS GENERALES

1) La notion d'humidité facilement utilisable (HFU) peut être clairement définie pour un sol et une culture si le volume de sol et l'extension des racines sont en rapport l'un avec l'autre. Dès lors HFU apparaît comme la variation de l'humidité moyenne du sol entre les 2 points d'humidité limites de la phase maximale du courant transpiratoire journalier.

La limite supérieure de HFU varie avec l'intensité du courant transpiratoire et donc avec le stade de développement de la plante. Elle est d'autant plus élevée que le volume d'eau rejeté quotidiennement par la plante est élevé.

Ni la plante, ni le stade phénologique ne semblent influencer la limite inférieure de HFU. Au cours de la croissance et du développement la masse radiculaire augmente plus vite que la surface foliaire active, et ce d'autant plus que la demande évaporative est forte ou la réserve utile du sol faible; compte tenu de la masse des racines mortes on peut avancer l'hypothèse d'un équilibre entre la surface foliaire active et la masse radiculaire active.

HFU varie avec la nature du sol et le mode de variation semble aller dans le même sens que celui des caractéristiques hydriques classiques du sol.

L'humidité facilement utilisable ne s'identifie pas à l'humidité utile; les 2 gammes d'humidité peuvent ne pas se recouvrir, HFU se situant à des niveaux d'humidité plus élevés que HU. Si dans le limon le recouvrement est assez bon (50 % environ); il est plus étroit sur le sable de la Solle (15 %); sur le sable de Chanfroy HU et HFU sont complètement disjointes. Aussi la notion de Réserve Facilement Utilisable doit être abordée avec beaucoup de discernement.

Alors que les grandes variations d'évapotranspiration semblent affecter la limite inférieure de l'humidité facilement utilisable (DENMEAD et SHAW, 1962), des variations relativement faibles du courant transpiratoire (15 %) obtenues par un changement de conditions atmosphériques n'influencent pas les limites de HFU.

2) Dans un sol profond la définition de HFU est malaisée; la profondeur d'enracinement, la croissance et la distribution des racines déterminent le mode d'exploitation de l'humidité édaphique, lequel peut être très différent d'un horizon à l'autre.

3) L'efficience de la transpiration tend à s'améliorer avec l'installation de la sécheresse édaphique. Cela tient essentiellement à la meilleure activité photosynthétique des plantes en début de journée. Tant et si bien que l'efficience de la transpiration est maximale après l'épuisement de l'eau facilement utilisable.

BIBLIOGRAPHIE

AHO, N., 1973 - Essai de mesure de la Réserve du sol en eau Facilement Utilisable par la plante. Rapport de stage de DEA. Univ. Paris-Sud, Orsay.

ASHTON, F., 1956 - Effects of a series of cycles of alternating low and high soil water contents on the rate of apparent photosynthesis in sugar cane. Plant Physiol., 31, 266.

ASTON, A. R.,R.J. MILLINGTON et D.B. PETERS, 1970 - The energy balance of leaves. Comm. au Colloque de l'UNESCO, Uppsala.

BADGER, M.R. et T.J. ANDREWS, 1974 - Effects of CO_2, O_2 and temperature on a high-affinity form of ribulose diphosphate carboxylase-oxygenase from spinach. Biochem. Biophys. Res. Commun., 60, 204-210.

BARRS, H.D. et P.E. WEATHERLEY, 1962 - A reexamination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. Aust. J. Biol. Sci., 15, 413-428.

BOUCHET, R.J., 1963 - Evapotranspiration potentielle, évapotranspiration réelle et production de matière sèche. Ann. Agron., 14, 743-824.

BOUCHET, R.J., 1964 - Evapotranspiration réelle, évapotranspiraion potentielle et production agricole. In L'eau et la production végétale, INRA, Paris, pp. 151-232.

BOUCHET, R.J. et M. HALLAIRE, 1964 - La réserve hydrique du sol facilement utilisable: ses variations et sa signification. Comm. au Colloque franco-polonais de l'aménagement et de l'économie de l'eau. Varsovie.

BOUYOUCOS, G.J., 1929 - A new, simple and rapid method for determining the moisture equivalent of soils and the role of soil colloids on this moisture equivalent. Soil Sci., 27.

BOYER, J.S. et E.B. KNIPLING, 1965 - Isopiestic technique for measuring leaf water potentials with a thermocouple psychrometer. Proc. Nat. Acad. Sci. 54, 1044-1051.

BRIGGS, L.J. et J.W. Mc LANE, 1907 - The moisture equivalent of soils. U.S. Dept. Agr., Bur. of Soils Bull., 45, 1-23.

BRIGGS, L.J. et H.L. SHANTZ, 1912 - The relative wilting coefficents for different plants. Bot. Gaz., 53, 229-235.

BRIX, H., 1968 - Influence of light intensity at different temperatures on rate of respiration of Douglas-fir seedlings. Plant Physiol., 43, 389-393.

BROUWER, R., 1953 - Water absorption by the roots of Vicia faba at various transpiration strenghts. I, II. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., C56, 106-115, 129-136.

BROUWER, R., 1954 - Water absorption by the roots of Vicia faba at various transpiration strengths. III. Changes in water conductivity artificially obtained. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet., C57, 68-80.

CAMPBELL, G.S. et W.H. GARDNER, 1971 - Psychrometric measurement of soil water potential : temperature and bulk density effects. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 35, 8-12.

CHAUSSAT R., 1966 - Variation du coefficient de transpiration en conditions climatiques contrôlées. Ann. Physiol. vég. 8, 147-160.

COLMAN, E.A., 1947 - A laboratory procedure for determining the field capacity of soils. Soil Sci., 63, 277-283.

COWAN, I.R., 1965 - Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. J. Appl. Ecol., 2, 221-239.

DECKER, W.L., 1959 - Variations in the net exchange of radiation from vegetation of different heights. J. Geophys. Res., 64, 1617-1619.

DENMEAD, O.T. et R.H. SHAW, 1962 - Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. Agron. J., 54, 385-390.

DIMOND, A.E., 1966 - Pressure and flow relations in vascular bundles of the tomato plant. Plant Physiol., 41, 119-131.

EVENARI, M., 1960 - Plant physiology and arid zone research. Arid Zone Res., 18, 175-195, UNESCO, Paris.

FEODOROFF, A., 1967 - Capacité de Rétention et pF. Communication à l'A.G. de l'Association Française pour l'étude du sol. Mars 1967 (inédit), 29-34.

FEODOROFF A., ARNOUX J., LECONTE M., 1969 - Une définition du "palier" de teneur en eau. C.R. de la Réunion de Fontainebleau, SPEPE, Paris.

FORRESTER, M.L., G. KROTKOV et C.D. NELSON, 1966 - Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. Plant Physiol., 41, 422-427.

GAASTRA, P., 1959 - Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogesch. Wageningen, 59, 1- 68.

GARDNER, W.R., 1956 - Calculation of capillary conductivity from pressure plate outflow data. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 20, 317-320.

GARDNER, W.R., 1958 - Some steady state solutions of the unsaturated moisture flow equation with application to evaporation from a water table. Soil Sci., 85, 328-232.

GARDNER, W.R., 1960 - Dynamic aspects of water availability to plants. Soil Sci., 89, 63-73.

GARDNER, W.R., 1965 - Soil water movement and root absorption. In Plant environment and efficient water use, Iowa State Univ. Press, p. 127-149.

GARDNER, W.R. et C.F. EHLIG, 1962 - SOme observations on the movement of water to plant roots. Agron. J., 54, 453-456.

GARDNER, W.R. et R.H. NIEMAN, 1964 - Lower limit of water availability to plants. Science, 143, 1460-1462.

GATES, C.T., 1968 - Water deficits and growth of herbaceous plants. In T.T. KOZLOWSKI (ed.) Water Deficits and Plant Growth, vol. 2, p. 135-190. Academic Press Inc., New York.

GATES, D.M., 1962 - Energy exchange in the biosphere. ed. Harper and Row, New York, 151 p.

GATES, D.M., 1966 - Transpiration and energy exchange. Quart. Rev. Biol., 41, 353-364.

GATES, D.M., 1968 - Transpiration and leaf temperature. Amer. Rev. Plant Physiol., 19, 211-238.

GAVANDE, S.A. et S.A. TAYLOR, 1967 - Influence of soil water potential and atmospheric evaporative demande on transpiration and the energy status of water in plants. Agron. J., 59, 4-7.

GODSWORTHY, A., 1966 - Experiments on the origin of CO_2 released by tobacco leaf segments in the light. Phytochemistry, 5, 1013-1019.

GONZALEZ, F., M.A. OLLACARIZQUETA et C. GONZALEZ, 1966 - Relations entre le potentiel hydrique du sol et celui des feuilles chez le maïs. OEcol. Plant., 1, 63-78.

GRADMANN, H., 1928 - Untersuchungen über die Wassarverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. Jahrb. Wiss. Bot., 69, 1-100.

GREENWAY, H. et R.G. HILLER, 1967 - Effects of low water potentials and respiration and on glucose and acetate uptake by Chlorella pyrenoidosa. Planta, 75, 253-274.

HALES, S., 1727 - Vegetable staticks. W. and J. Innys and T. Woodward, London.

HALLAIRE, M., 1960 - Le problème du potentiel de l'eau dans le sol et de la disponibilité de l'eau pour la végétation. Ann. Physiol. Vég., 2, 119-130.

HALLAIRE, M., 1961 - Irrigation et utilisation des réserves naturelles. Ann. Agron., 12, 87-97.

HALLAIRE, M., 1964 - Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement. In L'eau et la production végétale, INRA, p. 27-62.

HOLMGREN, P., P.G. JARVIS et M.S. JARVIS, 1965 - Resistances to carbon dioxide and water vapour transfer in leaves of different plant species. Physiol. Plant., 18, 557-573.

JANJATOVIC, V., 1968 - Number and length of primary roots in different wheat genotypes. Contempor. Agr., 16, 13-20.

JENSEN, R.D., S.A. TAYLOR et H.H. WIEBE, 1961 - Negative transport and resistance to water flow through plants. Plant Physiol., 36, 633-638.

JOLLIFFE, P.A. et E.B. TREGUNNA, 1968 - Effect of temperature, CO_2 concentration and light intensity on oxygen inhibition of photosynthesis in wheat leaves. Plant Physiol., 43, 902-906.

JOLLIFFE, P.A., et E.B. TREGUNNA, 1973 - Environmental regulation of the oxygen effect on apparent photosynthesis in wheat. Cand. J. Bot., 51, 841-853.

KILLIAN, Ch. et G. LEMEE, 1956 - Les xérophytes :leur économie d'eau. Encyclopedia of Plant Physiology, vol. 3, p. 787-824, Springer-Verlag OHG, Berlin.

KOCH, W., 1957 - Der Tagesgang der Produktivität der transpiration. Planta, 48, 418-452.

KOZLOWSKI, T.T., 1949 - Light and water in relation to growth and competition of Piedmont forest trees. Ecol. Monogr., 19, 207-231.

KOZLOWSKI, T.T., 1964 - Water metabolism in plants. HARPER and ROW, PUblishers, Incorporated, New York.

KOZLOWSKI, T.T. (ed.), 1968a - Water deficits and plant growth. I. Development, Control and Measurement, 390 p. Academic press, inc., New York.

KOZLOWSKI, T.T. (ed.), 1968b - Water deficits and plant growth. II. Plant water consumption and response, 333 p. Academic press, inc., New York.

KOZLOWSKI, T.T. (ed.),1972 - Water deficits and plant growth. III. Plant responses and control of water balance, 368 p. Academic Press, Inc., New-York.

KRAMER, P.J., 1951 - Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. Plant Physiol., 26, 722-736.

KRAMER, P.J., 1956 - Physical and physiological aspects of water absorption. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol. 3, Pflanze und Wasser, p. 124-159, Springer-Verlag, Berlin.

KRAMER, P.J., 1964 - The role of water in wood formation. In M.H. Zimmerman (ed.). The formation of wood in forest trees, p. 519-532. Academic Press, Inc., New York.

KRAMER, P.J. (ed.), 1969 - Plant and soil water relationships : a modern synthesis. Mc Graw-Hill Book Company, New-York.

KRAMER, P.J., O. BIDDULPH et F.S. NAKAYAMA, 1967 - Water absorption, conduction, and transpiration. In HAGAN, R.M., H.R. HAISE et T.W. EDMINSTER (eds.). Irrigation of agricultural lands. Amer. Soc. Agron. Madison, Wisconsin, USA, p. 320-336.

KUIPER, P.J.C., 1961 - The effects of environmental factors on the transpiration of leaves, with special reference to stomatal light response. Med. Landbouwhogesch. Wageningen, 61, 1-49.

LAING, W.A., W.L. OGREN et R.J. HAGEMAN, 1974 - Regulation of soybean net photosynthetic CO_2 fixation by the interaction of CO_2, O_2, and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. Plant PHysiol., 54, 678-685.

LARCHER, W., 1960 - Transpiration and photosynthesis of detached leaves and shoots of Quercus pubescens and Quercus ilex during dessiccation under standard conditions. Bull. Res. Counc. Israel, 8D, 213-224.

LARCHER, W., 1963 - Orientierende Untersuchung über das Verhältnis von CO_2-Aufnahme zu Transpiration bei fortschreitender Bodenaustrocknung. Planta, 60, 339-343.

LEMEE, G., 1953 - Influence de la culture en sol sec ou en voie d'assèchement sur la physiologie de l'eau de Lepidium sativum. C.R. Acad. Sci. Paris, 236, 2260-2262.

LEMEE, G. et G. GONZALEZ, 1965 - Comparaison des méthodes de mesure du potentiel hydrique (tension de succion, DPD) dans les feuilles par équilibre osmotique et par équilibre de pression de vapeur. Recherches sur la zone aride, 25, 361-368, UNESCO, Paris.

LEMON, E.R., 1960 - Photosynthesis under field conditions. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a cornfield. Agron. J., 52, 697-703.

LEVITT, J., 1956 - The hardiness of plants. Academic Press, Inc., New York.

LOUSTALOT, A.J., 1945 - Influence of soil-moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. J. Agr. Res., 71, 519-532.

MAKKING, G.F. et H.D.J. VAN HEEMST, 1956 - The actual evapotranspiration as a function of the potential evapotranspiration and the soil moisture tension. Neth. J. Agr. Sci., 4, 67-72.

MARSHALL, T.J., 1959 - Relations between water and soil. Tech. Comm. n° 50, Commonwealth Bureau of Soils, Harpenden, England.

McWILLIAM, J.R. et P.J. KRAMER, 1968 - The nature of the perennial response in Mediterranean grasses. I. Water relations and summer survival in Phalaris. Aust. J. Agr. Res., 19, 381-395.

MEIDNER, H., 1961 - The minimum intercellular space carbon dioxide concentration in leaves of the palm Phoenix reclinata. J. Exp. Bot., 12, 409-413.

MEIDNER, H., 1962 - The minimum intercellular space CO_2-concentration (Γ) of maize leaves and its influence on stomatal movements. J. Exp. Bot., 13, 284-293.

MER, C.L., 1940 - The factors determining the resistance to the movement of water in the leaf. Ann. Bot., 4, 397-401.

MERIAUX, S., 1964 - Essai d'interprétation des mesures de pression de succion des feuilles. In L'eau et la production végétale, INRA, p. 349-356.

MILLER, S.A. et A.P. MAZURAK, 1958 - Relationships of particle and pore sizes to the growth of sunflowers. Proc. Soil Sci. Soc. Amer., 22, 275-278.

MOLZ, F.J., RAMSON, I., FUNGAROLI, A.A., and DRAKE, R.L., 1968 - Soil moisture availability for transpiration. Water Resources Res., 4, 1161-1169.

MOSS, D.N., 1966 - Respiration of leaves in light and darkness. Crop Sci., 6, 351-354.

NEUWIRTH, G. et H. POLSTER, 1960 - Wasserverbrauch und Stoffproduktion der Schwarzpappel und Aspe unter Dürrebelastung. Arch. Forstwesen, 9, 789-810.

OPPENHEIMER, H.R., 1962 - L'adaptation à la sécheresse : le xérophytisme. Recherche sur la zone aride. Echanges hydriques de plantes en milieu aride ou semi aride, UNESCO, 1961.

OZBUN, J.L., R.J. VOLK et W.A. JACKSON, 1964 - Effects of litht and darkness on gazeous exchange of bean plants. Plant Physiol., 39, 523-527.

PARCEVAUX, S. de, 1972 - Aspects biophysiques des échanges entre les feuilles et le milieu environnant. OEcol. Plant., 7, 371-401.

PENMAN, H.L., 1948 - Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proc. Roy. Soc., London, A 193, 120-146.

PENMAN, H.L., 1956 - Evaporation : an introductory survey. Neth. J. Agr. Sci., 4, 9-29.

PENMAN, H.L. et L. LONG, 1960 - Weather in wheat - an essay in micro-meteorology. Quart. J. Roy. Meteorol. Soc., 86, 16-50.

PENMAN, H.L. et R.K. SCHOFIELD, 1951 - Some physical aspects of assimilation and transpiration. Symp. Soc. Exp. Biol., 5, 115-129.

PERRIER A., 1966 - Mesure des températures de surface de feuilles végétales par les méthodes de luminescence et application à leur bilan énergétique. THèse 3e cycle, Paris.

PERRIER, A., 1968 - Contribution à l'étude des échanges thermiques en biologie végétale. Rev. Gén. Therm., 79-80, 721-740.

PHILIP, J.R., 1957 - The physical principles of soil water movement during the irrigation cycle. Proc. Int. Congr. Irrig. Drain., 8, 124-154.

PHILIP, J.R., 1966 - Plant water relations : some physical aspects. Ann. Rev. Plant Physiol., 17, 245-268.

PHILIP , R.J., 1971 - General theorem on steady infiltration from surface sources, with application to point and line sources. Soil Sci. Amer. Proc. 35, 867-871.

PHILIP, R.J., 1972 - Steady infiltration from buried, surface, and perched point and line sources in heterogeneous soils. I. Analysis. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 36, 268-273.

PHILIP, R.J., 1974 - Recent progress in the solution of non-linear diffusion equations. Soil Sci., 117, 257-264.

PHILIP, R.J. et R.I. FORRESTER, 1974 - Steady infiltration from buried, surface and perched point and line sources in heterogeneous soils. II. Flow details and discussion. Soil Sci. Soc. Amer. Proc.

PLYMALE, E.L. et R.B. WYLIE, 1944 - The major veins of mesomorphic leaves. Amer. J. Bot., 31, 99-106.

POLSTER, H., 1950 - Die physiologische Grundlagen der Stofferzeugung im Walde : Untersuchungen über Assimilation, Respiration und Transpiration unserer Hauptholzarten. Bayerischer Landwirtschaftsverlag G.m.B.h. Munich.

POLSTER, H., G. WEISE et G. NEUWIRTH, 1960 - ÖKologische Untersuchungen über den CO_2-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand-und Alkali ("Szik") Böden. Arch. Forstwesen, 9, 949-1014.

RAWLINS, S.L., 1966 - Theory for thermocouple psychrometers used to measure water potential in soil and plant samples. Agr. Meteorol., 3, 293-310.

REIMANN, E.G., C.A. VAN DOREN et R.S. STAUFFER, 1946 - Soil moisture relationships during crop production. Proc. Soil Sci. Soc. Amer., 10, 41-46.

RHAIEM, H., 1969 - Contribution méthodologique à la mesure du potentiel hydrique dans les organes végétaux et dans le sol. Thèse 3e cycle, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay.

RICHARD, F., 1953 - Uber die Verwertbarkeit des Bodenwassers durch die Pflanzen. Mitt. der Schweitz. Anstalt F.d. Forstl. Versuchsw., XXIX, 17-37.

RICHARDS, L.A., 1947 - Pressure membrane apparatus construction and use. Agric. Eng., 28, 451-454.

RICHARDS, L.A. et C.H. WADLEIGH, 1952 - Soil water and plant growth. In B.T. SHAW (ed.), Soil Physical Conditions and Plant Growth, p. 73-251, Academic Press Inc., New York.

RICHARDS, L.A. et L.R. WEAVER, 1944 - Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. J. Agr. Res., 69, 215-235.

SANTARIUS, K.A., 1967 - Das Verhalten von CO_2-Assimilation, NADP und PGS Reduktion und TAP-SYnthese Intakter Blattzellen in Abhägigkeit vom Wassergehalt. Planta, 73, 228-242.

SCOTT-RUSSEL, R. et J. SANDERSON, 1967 - Nutrient uptake of different parts of the intact roots of plants. J. Expl. Bot., 18, 491-508.

SIERP, H. et A. BREWIG, 1935 - Quantitative Untersuchungen über die Wasserabsorption zone der Wurzeln. Jahrb. wiss. Bot., 82, 99-122.

SLATYER, R.O., 19[illegible] - The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth, and internal water relationships of plants. Aust. J. Biol. Sci., 10, 320-336.

SLATYER, R.O., 1957 b - The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. Bot. Rev., 23, 585-636.

SLATYER, R.O., 1960 - Absorption of water by plants. Bot. Rev., 26, 321-392.

SLATYER, R.O., 1961 - Effects of several osmotic substrates on water relations of tomato. Aust. J. Biol. Sci., 14, 519-540.

SLATYER, R.O., 1967 - Plant-water Relationships. Academic Press INc., New York.

SLATYER, R.O. et BIERHUIZEN, 1964 - Transpiration from cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. Aust. J. Biol. Sci., 17, 115-130.

SLAVIK, B., 1963 - On the problem of the relationship between hydration of leaf tissue and intensity of photosynthesis and respiration. In A.J. RUTTER and F.H. WHITEHEAD (eds.), The Water Relations of Plants, p. 225-234, John Wiley and Sons, inc., New York.

SLAVIK, B., 1965 - Water stress in plants. Czech. Acad. Sci., Prague.

SMOLANDER, H., P. HARI et U. LUUKKANEN, 1975 - Effect of water stress on transpiration in birch seedlings. Physiol. Plant., 35, 107-110.

SORAN, V. et D. COSMA, 1962 - Influenta transpiratiei asupra activatatii absorbante a diferitelor regiuni de sistemului radical. Studi. Univ. Barbes-Bolyai Ser. Biol. Fasc., 1, 75-87 (résumé en français).

SPANNER, D.C., 1951 - The Peltier effect and its use in the measurement of suction pressure. J. Exp. Bot., 2, 145-168.

STÅLFELT, M.G., 1935 - Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. Planta, 23, 715-759.

TANNER, C.B., 1957 - Factors affecting evaporation from plants and soils. J. Soil Water Conserv., 12, 221-227.

TANNER, C.B., 1960 - Energy balance approach to evapotranspiration from crops. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 24, 1-9.

TANNER, C.B., 1968 - Evaporation of water from plants and soil. In "Water Deficits and Plant Growth", T.T. KOZLOWSKI, Academic Press, New York.

THORNTHWAITE, C.W., 1948 - An approache toward a rational classification of climate. Geograph. Rev., 38, 55-94.

TROUGHTON, J.H. et R.O. SLATYER, 1969 - Plant water status, leaf temperature, and the calculated mesophyll resistances to carbon dioxide of cotton leaves. Aust. J. Biol. Sci., 22, 815-827.

VALANCOGNE, C. et F.-A. DAUDET, 1974 - Adaptation de la technique micropsychrométrique à l'enregistrement du potentiel hydrique dans le sol en place : problèmes posés par la température. Ann. Agron., 25, 733-751.

VAN DEN HONERT, T.H., 1948 - Water transport as a catenary process. Faraday Soc. Discuss, n° 3, 146-153.

VARTANIAN, N., 1967 - Influence des facteurs hydriques du milieu sur la croissance racinaire. C.R. Acad. Sc. Paris, 265, 216-219.

VARTANIAN, N., 1970 - Particularités adaptatives de la moutarde blanche Sinapis alba L. à la sécheresse. UNESCO, Symposium of plant response to climatic factors, Uppsala, p. 277-288.

VEIHMEYER, F.J. et A.H. HENDRICKSON, 1927 - Soil moisture conditions in relation to plant growth. Plant Physiol., 2, 71-82.

VEIHMEYER, F.J. et A.H. HENDRICKSON, 1938 - Soil moisture as an indication of root distribution in decidous orchards. Plant Physiol., 13, 169-177.

VERNET, A. et R. CHAUSSAT, 1961 - Dynamique radiculaire et alimentation en eau des végétaux. Ann. Agron., 12, 157-168.

VERNET, A., H. RHAIEM et F.A. DAUDET, 1970 - Micropsychromètre à effet Peltier pour la mesure du potentiel hydrique. In Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère, INRA, Paris, p. 315-324.

VISSER, W.C., 1963 - Soil moisture content and evapotranspiration. Inst. Land. Water Manage, Res. Tech. Bull. 31.

VISSER, W.C., 1964 - Moisture requirements of crops and rate of moisture depletion of the soil. Inst. Land Water Manage. Res. Tech. Bull. 32.

WEATHERLEY, P.E., 1965 - The state and movement of water in the leaf. Symp. Soc. Exp. Biol., 19, 157-184.

WYLIE, R.B., 1938 - Concerning the conductive capacity of the minor veins of foliage leaves. Amer. J. Bot., 25, 567-572.

ZELITCH, I., 1967 - COntrol of leaf stomata. Their role in transpiration and photosynthesis. AMer. Scientist., 55, 472-486.